(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg)

Die mit der Ausbildung des Frontauges zusammenhängenden postembryonalen Entwicklungsvorgänge im Lobus opticus einiger Ephemeridenmännchen

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der Hohen Philosophischen Fakultät der Philipps-Universität

zu Marburg

vorgelegt von

Annaliese Grabenhorst

aus Bremen

Mit 31 Textabbildungen

Marburg 1930.

Verlagsbuchhandlung Julius Springer in Berlin

Als Dissertation angenommen am 17. Januar 1930
Referent: Professor Dr. F. Alverdes
Tag der mündlichen Prüfung: 19. Februar 1930
Gedruckt mit Genehmigung der Fakultät

Sonderabdruck
aus „Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere“
Band 18, Heft 3

Inhalt.

Seite

I. Einleitung 430
II. Material und Methode 431
III. Überblick über die Literatur 433
IV. Eigene Untersuchungen 435
A. *Cloëon dipterum* Leach. 435
1. Die Lage der Bildungsherde 435
2. Die Deuterolamina ganglionaris 437
a) Entstehung 437
b) Struktur 444
3. Die Nervenbündelschicht des Turbanauges 446
4. Die Deuteromedulla externa 449
a) Entstehung 449
b) Struktur 452
5. Die Deuteromedulla interna 453
a) Entstehung 453
b) Struktur 455
B. *Leptophlebia marginata* Leach. 456
1. Die Deuterolamina ganglionaris 456
2. Die Deuteromedulla externa 459
3. Die Deuteromedulla interna 461
C. *Ecdyonurus lateralis* Curt. 463
1. Anordnung und Bau der embryonalen Elemente 463
2. Die Lamina ganglionaris 465
3. Die Medulla externa und interna 468
V. Zusammenfassung 470
VI. Erklärung der Abkürzungen 471
VII. Literaturverzeichnis 472

I. Einleitung.

Doppelaugen findet man in verschiedenen Insektenordnungen. So beschreibt sie Zimmer (1898) bei Ephemeriden, Dietrich (1909) bei Dipteren, Ast (1913) bei Neuropteren und Bott (1928) bei dem Taumelkäfer *Gyrinus natator*. Dort,

wo Doppelaugen bei beiden Geschlechtern auftreten, besitzen sie eine Bedeutung für den Nahrungserwerb; wo sie aber nur bei den Männchen vorhanden sind, dienen sie dem Auffinden der Weibchen. Doppelaugen als Sexualcharakter sind auch den Männchen verschiedener Ephemeriden eigen. Die Weibchen aller Eintagsfliegen zeigen seitlich ein normal entwickeltes Komplexauge, ein typisches pigmentreiches Appositionsauge. Bei den in Frage kommenden Männchen dagegen weisen die Augen die verschiedensten Grade der Differenzierung auf: bei einigen Formen (vgl. Zimmer, *Baëtis cerea*) stellt das Komplexauge noch eine äußerlich einheitliche Bildung dar, zerfällt aber im Innern in einen Seitenanteil und einen Frontanteil. Die seitlichen Ommatidien sind ebenso gebaut wie die der weiblichen Appositionsaugen; die frontalen Facettenglieder aber sind stark verlängert und schwächer pigmentiert. Bei anderen Arten (vgl. Zimmer, *Potha-manthus brunneus*) geht die Differenzierung so weit, daß jederseits zwei getrennte Augen entstehen. Diese Augen sind beide noch Appositionsaugen; das obere Front- oder Scheitelauge zeigt aber dem Seitenauge (dem Normalauge) gegenüber eine erhebliche Verlängerung der Ommatidien und hellbraunes Pigment. In einem dritten Falle entfernt sich das Frontauge in seinem Bau noch weiter vom Normaltypus; es findet sich hier ein Superpositionsauge. Ein derartiges Auge kommt bei allen männlichen Vertretern der Gattung *Cloëon* vor.

Es war meine Aufgabe, an drei Arten von Ephemeriden festzustellen, wie sich die verschiedenartige, oben geschilderte Aufteilung des Sehapparates in der Ausbildung des Lobus opticus auswirkt; vor allem lag mir daran, die Entwicklung der dem akzessorischen Auge zugehörigen Sehzentren festzustellen. Wie Priesner an *Cloëon dipterum* nachwies, bildet sich der Geschlechtsdimorphismus der Augen erst postembryonal heraus. Meine Untersuchungen hatten also mit dem Stadium einzusetzen, bei welchem das Frontauge, bzw. der Frontanteil, sich zu bilden beginnt.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. F. Alverdes, möchte ich für die Anregung zu dieser Arbeit und für seine ständige Unterstützung meinen aufrichtigen Dank aussprechen. Auch Herrn Geheimrat Prof. Dr. E. Korschelt bin ich für seine stete Anteilnahme zu großem Dank verpflichtet, sowie den Herren Privatdozenten Dr. v. Haffner und Dr. Mattes. Außerdem möchte ich den Herren der Firma Leitz, Wetzlar, für das freundliche Entgegenkommen bei der Herstellung der Mikrophotographien danken.

II. Material und Methode.

Das Material für meine Untersuchungen lieferten drei Ephemeridenarten, welche die drei oben erwähnten Grade der Doppelaugenausbildung zeigen. Es sind dies: *Cloëon dipterum*, *Leptophlebia marginata* und *Ecdyonurus lateralis*.

Bei *Cloëon dipterum* springen die Frontaugen wie ein Turban über die seitlichen Normalaugen vor, sie werden daher auch Turbanaugen genannt (Abb. 10). Ein flüssigkeitserfüllter Raum schiebt sich zwischen Kristallkegel und Rhabdome ein.

Bei *Leptophlebia marginata* bildet das Männchen neben dem Seitenauge auch ein in sich geschlossenes Scheitelauge aus. Aber dieses erhebt sich nicht so weit über die Stirn wie bei *Cloëon*; Kristallkegel und Rhabdom bleiben in Zusammenhang (Abb. 23). Äußerlich sind Seiten- und

Frontauge durch eine tiefe Rinne gegeneinander abgesetzt und an der verschiedenen Farbe ihres Pigmentes kenntlich.

Ecdyonurus lateralis zeigt eine noch weniger weitgehende Teilung des Sehorgans; es bilden sich keine getrennten Augen mehr aus. Immerhin hat innerhalb des einheitlichen Komplexauges eine Sonderung in frontale, verlängerte, schwach pigmentierte und seitliche, normal gebaute Ommatidien stattgefunden (Abb. 30).

Fundorte. Cloëon dipterum ist ziemlich häufig. Man findet zu jeder Zeit des Jahres die verschiedensten Entwicklungsstadien. Ich fing sie in einem kleinen Teich oberhalb Marburgs und in einem Freilandaquarium des Botanischen Gartens. *Leptophlebia marginata* wurde in einem Graben, der mit der Lahn in Verbindung steht, angetroffen. Im Dezember, kurz vor dem Einfrieren des Grabens, fand ich junge Stadien, die ich aufzog und nach und nach konservierte und einbettete. Die ersten dieser im Zimmer überwinterten Tiere schlüpften bereits Anfang März. *Ecdyonurus lateralis* ist ein Vertreter der Fauna lebhaft fließender Bäche. Fest an Steine angeschmiegt, fand ich ihn in einem Bächlein außerhalb Marburgs, dem Marbach. Nur bei starker Durchlüftung war er einige Zeit im Aquarium zu halten.

Die flugfähigen Tiere dieser drei Ephemeriden zog ich selbst auf. Die Subimagines schlüpften ohne Schaden aus, wenn man der auf dem Wasser des Aquariums treibenden Nymphe nur einen festen Halt bot. Nach etwa 24 Stunden, bei *Ecdyonurus* nach 2 Tagen, erfolgte die Häutung zur Imago. Unmittelbar nach dem Schlüpfen wurden diese Tiere fixiert und eingebettet. Ich erhielt so Köpfe, die sich ohne weiteres schneiden ließen.

Fixierung. An Fixierungsflüssigkeiten wurden angewandt: 1. Carnoysches Gemisch (absoluter Alkohol: Chloroform: Eisessig = 6 : 3 : 1), 2. dieses Gemisch mit Sublimatkristallen abgesättigt, 3. Trichloressigsäuregemisch „Susa" nach Heidenhain, 4. Henningsches Gemisch, dessen Salpetersäure 3%ig war und 5. Alkohol-Sublimat-Eisessig in angewärmtem Zustande. Besonders das erste Fixierungsmittel ergab ausgezeichnete Resultate. Zur besseren Orientierung der Köpfe beim Ausbetten und Schneiden trennte ich niemals den Kopf allein ab, sondern ließ ihn noch in Zusammenhang mit einem Teil des Thorax.

Eingebettet wurde in Paraffin vom Schmelzpunkt 58°.

Als günstige Schnittdicke erwies sich 3 μ. Für Übersichtsbilder konnte die Dicke bis zu 7,5 μ betragen.

Färbung. Als Kernfärbungsmittel benutzte ich vor allem Eisenhämatoxylin nach Heidenhain, außerdem auch Hämalaun und Delafieldsches Hämatoxylin, als Gegenfärbung Eosin, Lichtgrün, Bordeauxrot, Säurefuchsin und Alizarinsapphiol B. An kombinierten Färbemethoden fanden die Mallorysche Methode und die Azanfärbung nach Heiden-

HAIN (siehe ROMEIS) Anwendung. Die beiden letzten Färbungen ergaben sehr schöne, klare Bilder. Um die Zellkerne bei der MALLORYschen Färbung besser hervortreten zu lassen, wandte ich vorher eine Kernfärbung mit HEIDENHAINschem Hämatoxylin an. Sie heben sich dann deutlich schwarz in dem Rot, Blau, Violett und Orange des Gewebes ab.

Die von mir angewandte Bezeichnungsweise der Schnittrichtung weicht in Anlehnung an ALVERDES (1924) von der allgemein üblichen ab. Ich vermeide den Ausdruck „Frontalschnitt". Und zwar deswegen, weil, wie Abb. 1 zeigt, die Stirn bei *Ecdyonurus*-Larven einerseits und bei

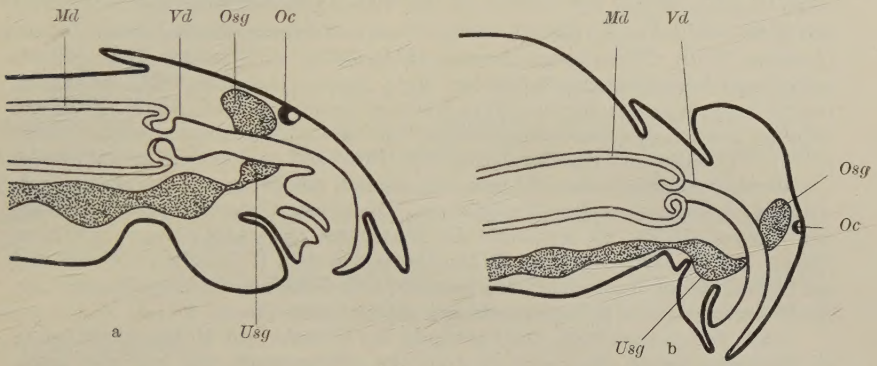

Abb. 1. Medianschnitte durch den Kopf a) einer *Ecdyonurus*-Larve, b) einer *Cloëon*-Larve. Vergr. 23 : 1.

Cloëon und *Leptophlebia* andererseits eine ganz verschiedene Orientierung einnimmt. Bei *Ecdyonurus* liegt sie nahezu in der Horizontalebene, bei *Cloëon* dagegen senkrecht dazu. Zudem zeigen Imagines von *Ecdyonurus* wieder die senkrechte Stirnstellung wie *Cloëon* und *Leptophlebia*. Ich bezeichne die drei möglichen Schnittrichtungen als quer, horizontal und median bzw. paramedian. Querschnitte stehen senkrecht auf der Längsachse des Tieres. Horizontalschnitte beziehen sich auf die am Erdboden sitzende Ephemeride und verlaufen parallel zum Boden. Median- und Paramedianschnitte treffen das Tier in seiner Medianebene bzw. parallel dazu.

III. Überblick über die Literatur.

Mehrfach hat man die Doppeläugigkeit der Insekten zum Gegenstand eingehender Untersuchungen gewählt. Die optischen Ganglien dieser Doppelaugen aber hat man bisher kaum in den Kreis der Betrachtung gestellt. Die einzige Arbeit, die sich mit den Sehzentren der Doppelaugen beschäftigt, ist die von BOTT (1928). Ein wesentlicher Unterschied zwischen dem von ihm untersuchten Käfer *Gyrinus natator* und den von mir behandelten Ephemeriden ist aber der: ersterer entwickelt Ventral- und Dorsalaugen, die weder anatomisch noch physiologisch bemerkenswert voneinander abweichen. Auch legen sie sich zu gleicher Zeit an. Das bedeutet für die drei doppelten optischen Ganglien Gleichheit in der Struktur und Gleichheit in der Entwicklung. Männliche Ephemeridenlarven je-

doch besitzen schon ein vollständig ausgebildetes Seitenauge mit den entsprechenden nervösen Organen, wenn die Bildung des anders gebauten und anders wirkenden Frontauges mit seinen Zentren einsetzt.

Ähnlich den Doppelaugen der Ephemeriden sind die einiger Dipteren gebaut. In der vorwiegend der Struktur der Ommatidien gewidmeten Arbeit von Dietrich (1909) finden sich auch einige Bemerkungen über die optischen Ganglien, vor allem über das erste Opticusganglion. Aber die Gehirnforschung war damals bezüglich der Wirbellosen noch zuwenig fortgeschritten, als daß man die Befunde dieses Autors jetzt noch verwerten könnte.

Ich war also vorwiegend auf die Literatur über die optischen Ganglien der einfachen Komplexaugen angewiesen. Beschreibungen dieser drei einfachen optischen Ganglien finden sich in fast all den vielen Arbeiten über Insektengehirne, wie in der von Jonescu (Bienen, 1909), v. Alten (Hymenopteren, 1910), Holste (*Dytiscus*, 1910), Pietschker (Ameise, 1911), Kühnle (Ohrwurm, 1913), Bretschneider (Küchenschabe, Mehlkäfer, 1914), Baldus (Libellen, 1924), Alverdes (weibliche Ephemeridenlarven, 1924), Beier (Coleopterenlarven, 1927). Zu diesen Arbeiten gesellen sich die ausgezeichneten Neuronenuntersuchungen von Zawarzin (1914) an Libellen und von Cajal-Sanchéz (1915) an Lepidopteren und Dipteren.

Weniger zahlreich sind die Arbeiten, die sich mit der postembryonalen Entwicklung der optischen Ganglien befassen. Die älteste Untersuchung ist wohl die von Berger (1878). Er beschreibt die Sehzentren einer Libellenlarve mittleren Alters. Bei ihr sieht er größere Zellkomplexe vor dem 1. Ganglion opticum und am oberen Rande des inneren Marklagers (= 3. Ganglion opticum) liegen. Auf die Bedeutung dieser Zellansammlungen geht er nicht ein.

Auch Viallanes (1886, 1891) entdeckt bei *Eristalis* und *Mantis* solche intensiv färbbaren Zellen. Er nennt sie bourrelet perilaminaire und bourrelet intraganglionaire. Aber auch ihm ist deren Bedeutung nicht klar. Er hält sie für Überbleibsel der Embryonalneuroblasten oder für Tracheenzellen. Von den optischen Ganglien der Libelle (1885) gibt er durch Darstellung von drei verschiedenen Altersstufen ein gutes Bild.

Bauer (1904) ist der erste, der erkennt, daß die Bildung der optischen Ganglien von besonderen Herden, den sogenannten Bildungsherden ausgeht. Er unterscheidet einen vorderen, aus dem die Zellen des 1. und 2. optischen Ganglions entstehen, und einen hinteren, der das 3. Ganglion hervorgehen läßt. Solch ein Bildungsherd besteht aus Neuroblasten. Durch eine asymmetrische Teilung soll sich aus jedem Neuroblasten ein neuer Neuroblast und eine Ganglienmutterzelle entwickeln, die durch abermalige Teilung in zwei Ganglienzellen zerfällt. Nach vollendeter Entwicklung soll der Rest der Neuroblasten degenerieren.

Bretschneider (1914) beschreibt den Entwicklungsgang des Lobus opticus nach Untersuchung von vier verschiedenen Stadien bei *Tenebrio*. Über den Teilungsvorgang im Bildungsherd äußert er sich nicht, stellt aber fest, daß primär ein einziger ringförmiger Bildungsherd vorhanden ist, aus dem durch Spaltung deren zwei entstehen. Die Richtung der fortschreitenden Entwicklung geht von innen nach außen, d. h. die äußere Fibrillärmasse (1. Ganglion opticum) entsteht zuletzt.

Corneli (1924) konnte nicht feststellen, ob die erste Teilung der Neuroblasten asymmetrisch verläuft. Er unterscheidet deutlich drei verschiedene Zellgruppen, von denen die größten Neuroblasten, die letzten Ganglienzellen darstellen. Er glaubt nicht, wie Bauer behauptet, daß ein Rest an Neuroblasten degeneriere, vielmehr stellt er es als wahrscheinlich hin, daß sie durch äquale Teilung in große Ganglienzellen zerfallen.

Hanström (1926) bringt einige Erörterungen über die Entwicklung der Sehzentren bei *Culex*. Die Ausbildung der Sehmassen findet nach ihm von außen

nach innen statt. Die beiden Medullae (= 2. und 3. Ganglion opticum) entwikkeln sich durch Spaltung einer anfangs einheitlichen zweiten „primären" Sehmasse. Er leitet so die bei den Insekten vorkommende Dreizahl der optischen Ganglien von der Zweizahl ab, wie sie noch beim erwachsenen *Lepisma* vorhanden ist.

IV. Eigene Untersuchungen.

Die Benennung der optischen Ganglien ist bei den verschiedenen Forschern wenig einheitlich. Ich halte mich an die von HANSTRÖM gebrauchten Bezeichnungen und nenne hinfort die drei optischen Ganglien der weiblichen Ephemeriden und die ihnen homologen der männlichen Appositionsaugen: Lamina ganglionaris, Medulla externa und Medulla interna (= 1., 2. und 3. Ganglion opticum anderer Autoren). Für die Ganglien der männlichen Frontaugen führe ich die neue Bezeichnung: Deuteroganglien ein (d. h. die als zweite sich bildenden) und unterscheide: Deuterolamina ganglionaris, Deuteromedulla externa und Deuteromedulla interna. Es ergab sich diese Neueinführung als notwendig, wollte man nicht an der komplizierten Ausdrucksweise: Lamina ganglionaris des Frontauges usw. festhalten.

Unter dem Begriff „Bildungsherd" verstehe ich im folgenden immer denjenigen Bezirk der Neuroblasten, von dem die Bildung der Deuteroganglien ausgeht.

A. Cloëon dipterum Leach.

1. Die Lage der Bildungsherde.

Für meine Untersuchungen ergab es sich als ausreichend, auf Stadien von etwa 2,5 mm Länge zurückzugehen. Diese Tiere zeigen im männlichen Geschlecht ein zwar kleines, aber in allen seinen Teilen wohlentwickeltes Appositionsauge. Medianwärts hiervon findet man im Schnitt als Hypodermiswucherung die ersten Spuren des neu sich bildenden Turbanauges (vgl. Abb. 3, *Ta*). Die optischen Ganglien des Seitenauges sind auf dieser Entwicklungsstufe wohl in der Dreizahl vorhanden, aber noch nicht vollkommen ausgebildet. Je weiter man sie von innen nach außen verfolgt, desto zahlreicher trifft man auf die noch vorhandenen Bildungszellen dieser Ganglien, die Neuroblasten (Abb. 2). Sie zeichnen sich, wie immer, durch ihre starke Färbbarkeit aus und ferner dadurch, daß sich eine Anzahl von ihnen im Zustande der Teilung befindet. Ihre Anordnung ist eine ganz bestimmte: Die Fasermasse der Lamina ganglionaris wird von ihnen in einem nahezu geschlossenen Ring, der nur caudalwärts offen bleibt, umfaßt (vgl. BAUER Tafel 8, Abb. 2). Der Querschnitt Abb. 2 zeigt diesen Ring senkrecht durchschnitten. Er erscheint hier in Form zweier Zellkomplexe, der eine lateral (*NLg*), der andere median, deren Zusammenhang aus mehr frontal gelegenen Schnitten ersichtlich wird. Die beiden Medullen sind nur auf den einander zugekehr-

ten Flächen von einem schmalen Streifen von Bildungszellen begrenzt (*Nst*, Abb. 2, 3). Eine wenige Mikra dicke Schicht, die sich von der am weitesten lateral gelegenen Ecke der Lamina schräg medianwärts zur Medulla externa erstreckt, verbindet die beiden Neuroblastengebiete.

Diese Neuroblasten müssen als die letzten Reste derjenigen angesehen werden, die den Lobus opticus hervorgebracht haben. Nach den Angaben Lubbocks differenziert sich das Seitenauge erst postembryonal. Bei seinem ersten Larvenstadium finden sich fünf gleichgestaltete Augen. Die beiden hinteren wachsen erst nach und nach zu den Facettenaugen aus. Im Zusammenhang damit dürfte sich wohl der Lobus opticus allmählich differenzieren. Und es ist nicht zu verwundern, daß auf diesem frühen Stadium (Lubbocks Stadium 9 oder 10) seine Entwicklung noch nicht abgeschlossen ist. Daß diese Neuroblasten der Vergrößerung der primären optischen Ganglien dienen sollen, geht auch daraus hervor, daß sie sich bei den weiblichen Tieren in gleicher Weise finden.

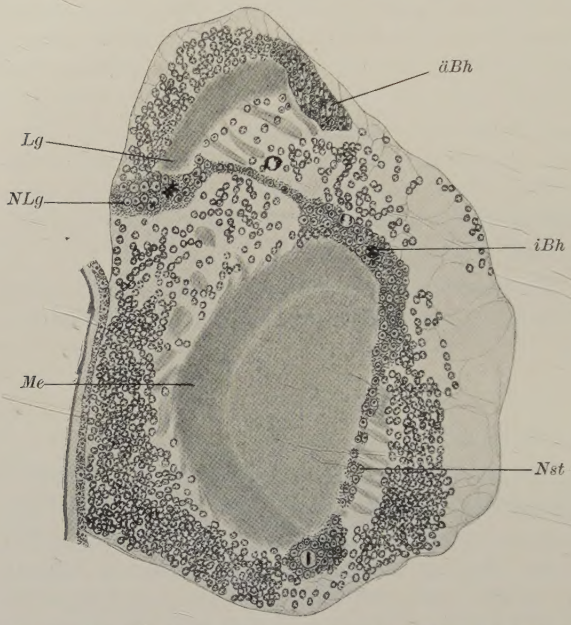

Abb. 2. *Cloëon*-Larve. 1. Stadium. Querschnitt durch die rechten optischen Ganglien. Vergr. 448 : 1.

Von wo geht nun die Entwicklung der Deuteroganglien aus? Ein genauer Vergleich von Weibchen und Männchen unter diesen jungen Larven ergibt, daß der Neuroblastenstreifen, der ringartig die Lamina umgreift, bei letzteren in seinem median gelegenen Teil zu einem zapfenartigen Gebilde auswächst (*äBh*, Abb. 2). Dieser Zapfen stellt den äußeren Bildungsherd, die Bildungsstätte der Deuterolamina ganglionaris, dar. Nicht so scharf umrissen ist der innere Bildungsherd. Es ist dies der Neuroblastenhaufen, der median der Medulla externa anliegt (*iBh*). Hier finden sich stets zahlreiche Zellteilungen, von hier werden später dorsalwärts die Ganglienzellen der Deuteromedulla externa und ventralwärts die der Deuteromedulla interna abgeschieden.

Verfolgt man die optischen Ganglien der weiblichen Larven weiter, so

findet man nirgends ein Auswachsen, nirgends eine Neubildung der Neuroblasten, nur eine ganz allmähliche Aufteilung der vorhandenen.

Wir sehen also: An jungen Stadien, bei denen sich durch die erste Anlage der Turbanaugen die geschlechtliche Differenzierung herausbildet, setzt auch die Entwicklung der Deuteroganglien ein. Sie geht aus von zwei Bildungsherden, einem äußeren, median der Lamina ganglionaris gelegenen, und einem inneren, median der Medulla externa. Untereinander stehen diese Herde in keiner Verbindung, sie sind jedoch aus einem größeren, zusammenhängenden Neuroblastengebiet hervorgegangen.

2. Die Deuterolamina ganglionaris.

a) Entstehung.

Die Entwicklungsprozesse, die zur Bildung der Deuteroganglien führen, schreiten von den Seiten zur Mitte des Kopfes vor. Als Vorlage für die Abbildungen habe ich immer jenen Querschnitt gewählt, der die größte Ausdehnung der optischen Ganglien und deren charakteristische Form zeigt. Die Abbildungen stellen also in allen Stadien Schnitte dar, die nahezu durch dieselbe Region des Kopfes gehen. Wo es nötig war, habe ich auch noch andere Schnittebenen herangezogen.

Die Körperlänge des Tieres erlaubt keinen unmittelbaren Rückschluß auf seinen inneren Entwicklungszustand. Sehr oft erwies es sich, daß ein kleineres Tier eine höhere Entwicklungsstufe als ein größeres darstellte (vgl. Priesner). Es schien mir daher zwecklos, die Längen der einzelnen, aufeinanderfolgenden Stadien festzulegen. Der Zustand der Sehzentren allein sei ein Maßstab für die Weiterentwicklung.

In dem durch Abb. 3 wiedergegebenen Stadium zeigt sich ein Fortschritt gegenüber Abb. 2 darin, daß vom äußeren Bildungsherd aus schon einige Zellen der Deuterolamina ganglionaris entstanden sind (*Dlg*) und sich der Lamina angelagert haben. Nirgends hat noch die Bildung neuer Fasern stattgefunden. Die drei optischen Ganglien des Appositionsauges zeigen ihre typische Gestalt (vgl. auch bei Alverdes die Abbildungen der Weibchen). Der innere Bildungsherd befindet sich an derselben Stelle wie bei dem früheren Stadium. Der äußere Herd aber ist durch die neu entstandenen Ganglienzellen ein Stück medianwärts vorgeschoben worden.

Seine Struktur mag Abb. 4 des näheren veranschaulichen. Er besteht, wie schon erwähnt, aus Neuroblasten (*Nbl*). Es sind dies Zellen mit intensiv färbbarem Plasma, die einen hellen, bläschenförmigen Kern mit einem großen Nukleolus besitzen. Bott beschreibt bei *Gyrinus* die Neuroblasten als „polygonal aneinander grenzende Zellen" und gibt eine Abbildung, aus der man offenbar Zellwände zwischen den einzelnen Zellen ersehen soll. Wände von solcher Dicke haben sich mir niemals dargestellt, und ich

bin der Überzeugung, daß dies nicht auf einem Mangel des Färbungsverfahrens beruht. Die Zellen grenzen sich gegeneinander lediglich dadurch ab, daß das Plasma benachbarter Zellen, insbesondere an den Seiten, verschieden strukturiert erscheint.

Die Dicke des Bildungsherdes beträgt hier etwa 35 μ. Wenn die Neuroblasten in Zellteilungen eintreten, findet man auf jedem Schnitt deren mehrere (Mt_1). Aus der ersten Teilung sollen nach Bott Ganglienmutterzellen hervorgehen, aus diesen durch eine nochmalige Teilung die

Abb. 3. *Cloëon*-Larve. 2. Stadium. Querschnitt durch den Kopf. Heidenhain. Vergr. 280 : 1.

definitiven Ganglienzellen. Wie aber soll man sich den Ersatz der Neuroblasten vorstellen? Oder genügt für *Gyrinus* die zweimalige Teilung der wenigen Neuroblasten, um die ganze Schar der späteren Ganglienzellen hervorzubringen? Bauer half sich bei *Culex pipiens* und *Formica gagates* mit der Annahme einer asymmetrischen Teilung des Neuroblasten in Neuroblast und Ganglienmutterzelle. Dadurch erschöpfte sich der Vorrat nicht, es ergab sich sogar ein Überschuß an Neuroblasten, der nach ihm zum Schluß degeneriert. Diese erste asymmetrische Teilung ist von keinem der späteren Beobachter gesehen worden, auch von mir nicht. Ich fand, wie Bott, in meinen Präparaten Teilungsfiguren von zweierlei Größenordnung (Mt_1 und Mt_2, Abb. 4); ja, ich fand noch eine dritte ober-

halb des Bildungsherdes, die sich von der zweiten an Größe nicht unterschied (vgl. Abb. 14, *Mt*). Da bei *Cloëon* von den ersten Stadien an bis zum fast ausgebildeten Tier dauernd ein zapfenförmiger äußerer Bildungsherd aus Neuroblasten vorhanden ist und aus diesem relativ wenigzelligen Gebilde die vielen Ganglienzellen der späteren Deuterolamina hervorgehen, muß man, meiner Ansicht nach, folgenden Entwicklungsgang für die Ganglienzelle annehmen:

Wenn ein Neuroblast sich teilt (Mt_1), so stellen die Teilprodukte wiederum Neuroblasten dar, die sich abermals teilen können. Diejenigen, welche an der oberen Grenze des Bildungsherdes gelegen sind, unterscheiden sich zwar durch geringere Größe von den ersten, weisen aber im übrigen denselben Bau auf. Sie teilen sich nach Bildung einer kleineren Spindel (Mt_2) in Zellen, die einen anderen Bau aufweisen und sich aus dem festen Verband des Herdes lösen. Diese letzteren enthalten einen oder zwei kleine Nukleoli, ihr Chromatin ist in deutlichen Bröckchen an der Kernmembran verteilt. Diese Zellen, die Ganglienmutterzellen nach Bauer und Bott, befinden sich nun, da der Bildungsherd unterhalb der Lamina liegt, am Grunde der Deuterolamina. Auf späteren Stadien ist die ganze Höhe der Deuterolamina von zahlreichen Zellen ausgefüllt und auch noch oberhalb des Bildungsherdes sind Teilungsfiguren zu finden, deshalb muß man annehmen, daß aus diesen Zellen durch wiederholte Teilungen erst die endgültigen Ganglienzellen hervorgehen. Wegen dieser wiederholten Teilungen schlage ich vor, die betreffenden Zellen nicht Ganglienmutterzellen, sondern Urganglienzellen zu nennen. Die fertige Ganglienzelle ist, wie immer, durch ihr fein verteiltes Chromatinnetz charakterisiert. So kommt man also durch n Teilungsschritte zu einer Ganglienzellenzahl 2^n, wobei n eine Größe darstellt, die nur schätzungsweise anzugeben ist. Im übrigen fand ich, wie auch Bauer, Cornelli und Bott, drei wohlunterscheidbare Zellgruppen, ich nenne sie aber: Neuroblast, *Urganglienzelle*, Ganglienzelle. Eine Größenabnahme der dreierlei Zellkerne, wie sie Bott im Verhältnis 2,7 : 1,7 : 1 gefunden hat, ist für *Cloëon* nicht festzustellen. Es findet sich eine kontinuierliche Abnahme bis zum Ganglienzellkern und bei diesem zuweilen sogar ein späteres Anwachsen.

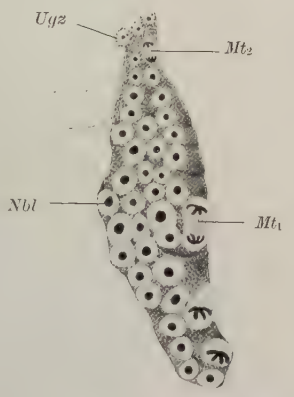

Abb. 4. *Cloëon*-Larve. 2. Stadium. Querschnitt durch den äußeren Bildungsherd der rechten Körperseite. Vergr. 1200 : 1.

Die Ganglienzellen beginnen bald nach ihrer Entstehung mit der Bildung der Nervenfasern und formen zusammen mit den Fortsätzen des

Turbanauges eine neue Fasermasse (Abb. 5). Deutlich ist jetzt der Bildungsherd von der Lamina abgerückt. Seine charakteristische zapfenartige Form hat er beibehalten. Noch steht er, mehr frontalwärts, mit den unter der Lamina gelegenen Neuroblasten (*NLg*) in Verbindung.

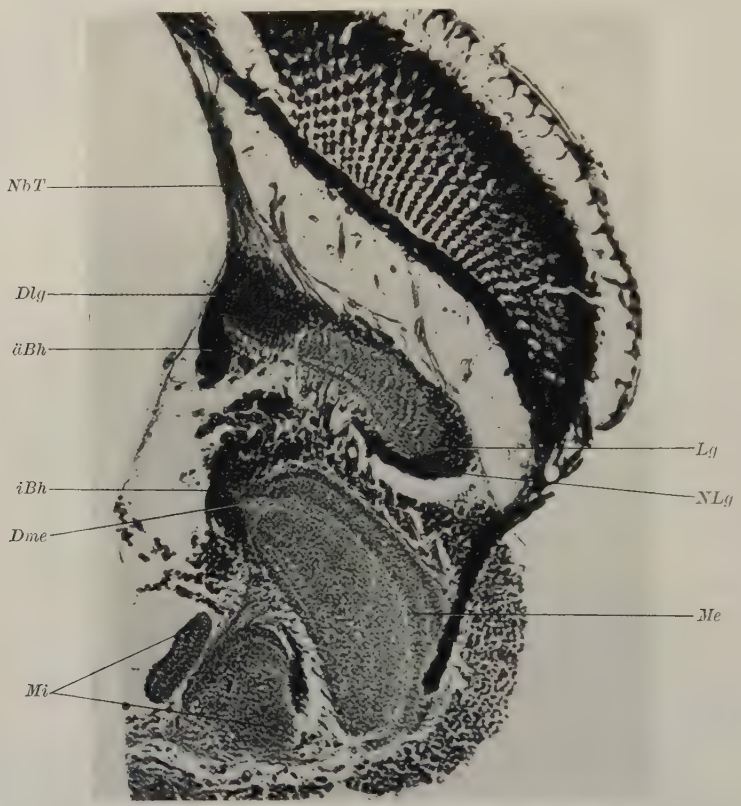

Abb. 5. *Cloëon*-Larve. 3. Stadium. Querschnitt durch die linken optischen Ganglien. Hämalaun-Eosin. Vergr. 150 : 1.

Dieser Zusammenhang besteht auch noch bei dem etwas älteren Stadium, das Abb. 6 darstellt.

Die Spindeln im Bildungsherd liegen vorzugsweise, wie Abb. 4 zeigt, in dorsoventraler Richtung. Häufig findet man jedoch auch Spindeln senkrecht dazu, und man sieht seitlich, der Lamina zugekehrt, aus dem Neuroblastenverband Zellen austreten. Diese Zellen legen sich zum Teil der neuentstandenen Fasermasse an, zum Teil schieben sie sich zwischen die Fasern des entstehenden Chiasma externum. Die ersteren müssen als innere Körnerschicht der Deuterolamina angesprochen werden (*iKs*, Abb. 6).

Die äußere Körnerschicht erscheint auf den beiden letzten Abbildungen als immer stärker werdende Zellansammlung, die von den noch dünnen, aus dem Turbanauge stammenden Fasern durchzogen wird. Diese Fortsätze, die schon früh in die Lamina eintreten (*NbT*, Abb. 3), weisen den Zellen die Wachstumsrichtung an. So kommt es, daß sie in

Abb. 6. *Cloëon*-Larve. 4. Stadium. Querschnitt durch die rechten optischen Ganglien. HEIDENHAIN-Eosin. Vergr. 190 : 1.

Reihen hintereinander liegen, wie das an späteren Stadien noch deutlicher wird.

Hat die Deuterolamina ganglionaris ihre endgültige Größe nahezu erreicht, so stellt der Bildungsherd sein Wachstum ein (Abb. 7). Er befindet sich als kleiner, unscheinbarer Zapfen an der medianen Ecke der Deuterolamina. Seine Verbindung mit den unterhalb der Lamina gelegenen Neuroblasten des ursprünglich vorhandenen Ringes hat er auf-

gegeben; diese letzteren sind aufgeteilt und haben die innere Körnerschicht der Lamina ganglionaris gebildet.

Die Beschaffenheit solch eines Bildungsherdes vor der Auflösung soll Abb. 8 zeigen: Neuroblasten mit großem Nukleolus sind nicht mehr zu sehen. Die größten der vorhandenen Zellen sind Urganglienzellen. Als

Abb. 7. *Cloëon*-Larve. 5. Stadium. Querschnitt durch die rechten optischen Ganglien. Azan. Vergr. 190:1.

solche dokumentieren sie sich durch ihren kleinen Nukleolus und durch die feinen Chromatinbröckchen an der Kernmembran. Teils sind ihre Kerne noch von einem dunklen Plasma umgeben, teils ist dieses bis auf geringe Reste verschwunden. Im Schnitt ist eine Teilungsspindel dieser Urganglienzellen getroffen (*Mt*). Sie teilen sich, wie üblich, in kleine chromatinreiche Ganglienzellen. Eine Aufteilung in anders geartete, große Ganglienzellen, wie Corneli meint, ist nicht festzustellen. Im Bereich der Deuterolamina kommen solche großen Zellen überhaupt nicht vor. Auch von einer Degeneration der Neuroblasten (Bauer) kann keine

Rede sein. Bis zuletzt werden die drei entscheidenden Entwicklungsstufen: Neuroblast, Urganglienzelle, Ganglienzelle durchlaufen. Durchaus möglich ist es natürlich, daß die Aufteilung zum Schluß durch weniger zahlreiche Teilungen erfolgt als zu Zeiten des maximalen Wachstums.

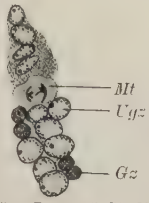

Abb. 8. *Cloëon*-Larve. 5. Stadium. Querschnitt durch den äußeren Bildungsherd der linken Körperseite. Vergr. 800 : 1.

Im Nymphenstadium ist die Entwicklung der Deuterolamina abgeschlossen (Abb. 9). Nirgends ist mehr ein Neuroblast, nirgends eine Urganglienzelle zu finden. Scharf abgerundet setzt sich die mediane Ecke gegen die Umgebung ab. Die endgültige Turbanaugenausbildung ist noch nicht erreicht, wie die Abbildung erkennen läßt. Aber die bei der Subimago und Imago erfolgende Streckung der Omma-

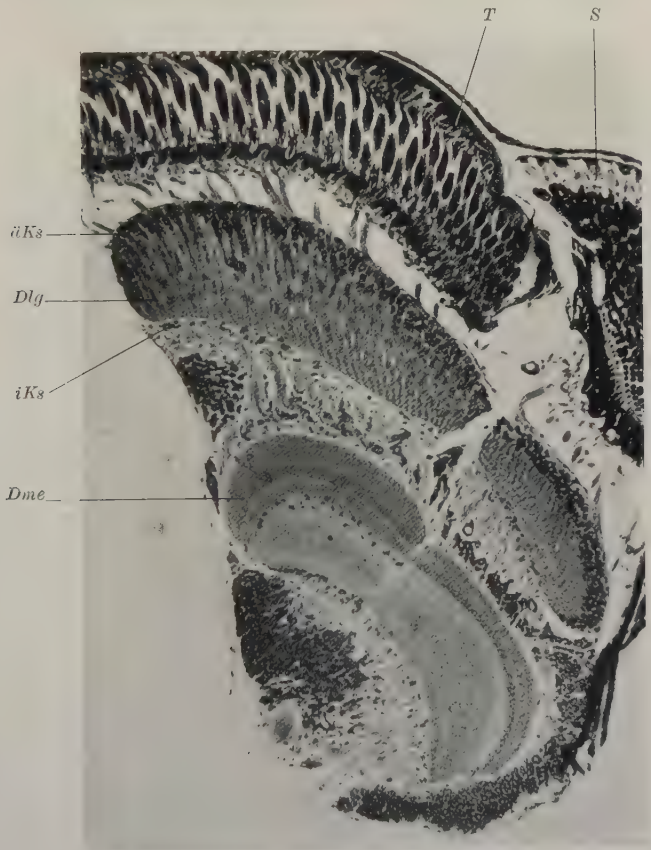

Abb. 9. *Cloëon*-Nymphe. Querschnitt durch die linken optischen Ganglien. HEIDENHAIN-Alizarinsapphiol B. Vergr. 150 : 1.

tidien (Abb. 10) hat keinerlei Einfluß mehr auf den Bau der Deuteroganglien. Es erfolgt nur ein geringes Sichausdehnen der zuletzt entstandenen enggedrängten Elemente.

b) Die Struktur der Deuterolamina ganglionaris.

Die Deuterolamina übertrifft an Größe die Lamina um ein beträchtliches. Ein Vergleich der beiden zeigt, daß auch der Bau durchaus verschieden ist (Abb. 9). Die Lamina besitzt eine kernlose Fibrillenmasse, oberhalb derselben die gut ausgebildete äußere Körnerschicht und unter-

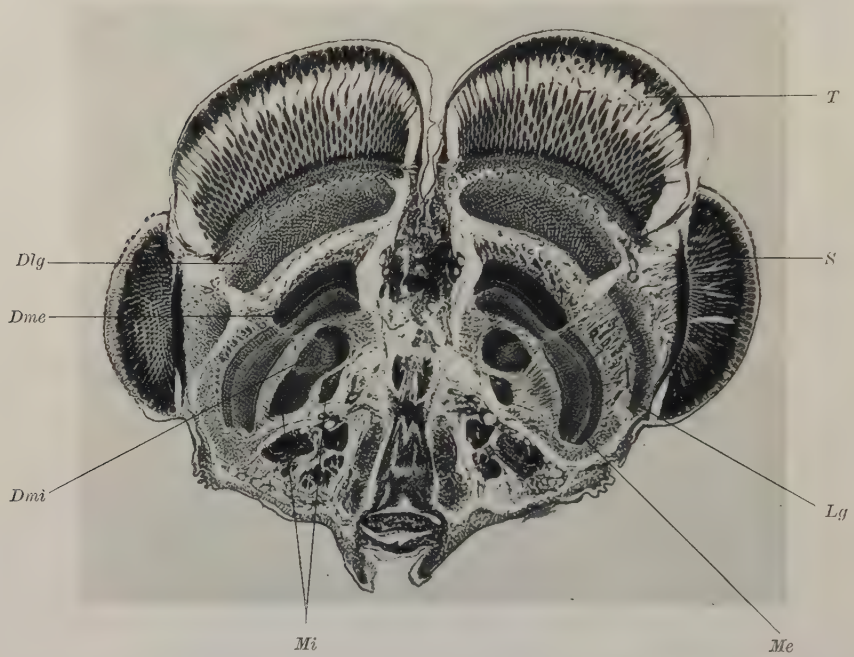

Abb. 10. *Cloëon*-Subimago. Querschnitt durch den Kopf. MALLORY. Vergr. 60 : 1.

halb die wenigen Zellen der inneren Körnerschicht. Anders die Deuterolamina: hier zeigt sich keine reine Trennung zwischen Fasermasse und Zellen. Die letzteren, welche früher die ganze Höhe von unten bis oben erfüllten und kaum die dünnen Fortsätze des Auges und die Fasern der oben gelegenen Ganglienzellen erkennen ließen, finden sich enggedrängt nur noch am oberen Rande. Im übrigen sind sie durch die stärker gewordenen Fasern reihenweise voneinander abgerückt worden. Es wechselt so immer eine Kernreihe mit einer Gruppe Faserbündel ab. Nur der unterste Teil der Deuterolamina bleibt frei von Kernen und stellt reine Fibrillenmasse dar (Abb. 11).

Unter den Zellen, die noch an mittleren Stadien ganz gleich gebaut waren, hat eine Differenzierung eingesetzt. Die oberen stellen typische runde Ganglienzellen dar (*Gz*, Abb. 11), während die sich daran anschließenden langgestreckt erscheinen und an Größe den ersteren nachstehen (*Stz*). Auch zeigen sie manchmal plasmatische Verbindungen. Diese werden noch deutlicher auf einem Horizontalschnitt des Kopfes, der die Deuterolamina quer trifft. Man sieht in Abb. 12, wie diese Zellen immer eine Gruppe von acht hellen, wenig gefärbten Nervenfasern umfassen. Es ist kein Zweifel, daß wir es hier nicht mit Ganglienzellen, sondern mit Stützzellen zu tun haben. Das Vorkommen solcher Stützzellen in der Fasermasse des äußeren optischen Ganglions steht nicht etwa vereinzelt da. So beschreibt Hanström (1924) z. B. bei *Palinurus* in der äußeren faserigen Schicht ebensolche Kerne, die er dem Stützzellengewebe zuordnet.

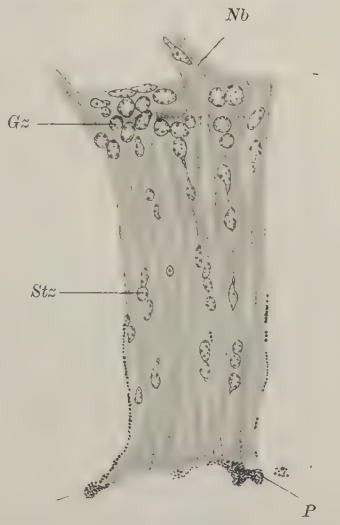

Abb. 11. *Cloëon*-Subimago. Querschnitt. Ein Teil der Deuterolamina ganglionaris. Vergr. 532 : 1.

Über den Aufbau der Fasermasse lehrt der Horizontalschnitt (Abb. 12) folgendes: Es zeigt sich in solch einer von Stützzellen umgebenen Gruppe von Nervenfasern, einem Neurommatidium, immer eine große Faser von sieben kleinen umgeben. Diese mittlere Faser stellt offenbar den Hauptfortsatz einer Ganglienzelle der äußeren Körnerschicht dar; diesem schließen sich die sieben aus den Retinulazellen stammenden Fortsätze an. Ob diese letzteren, die sich bündelweise oberhalb der Deuterolamina sammeln (Abb. 9) und dann in die äußere Körnerschicht eintreten, sich hier kreuzen, wie Cajal-Sanchéz bei Dipteren und Hanström bei Crustaceen beobachtet haben, ließ sich mit gewöhnlichen Färbemethoden nicht feststellen. Da aber die Siebenzahl der Retinulazellen (vgl. Priesner) in der Siebenzahl der Fasern sich wiederfindet, ist es wahrscheinlich, daß bei *Cloëon* keine Kreuzung stattfindet. Es entspricht so jedes Neurommatidium einem Ommatidium, wie Viallanes dies nachwies, weswegen er auch den Namen „Neurommatidium" einführte. Auch Zawarzin (1914) ist der Ansicht, daß bei den Libellen „jede Zelle (Ganglienzelle der äußeren Körnerschicht) mit ihrem Hauptfortsatz ein einzelnes Ommatidium versorgt".

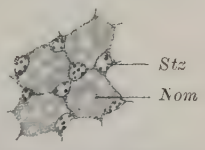

Abb. 12. *Cloëon*-Subimago. Horizontalschnitt. Ein Teil der Deuterolamina ganglionaris. Vergr. 800 : 1.

Die Ähnlichkeit in der Struktur von Ommatidium und Neurommatidium ist es vielleicht auch, die DIETRICH (1909) zu der seltsamen Behauptung geführt hat, daß bei den Superpositionsaugen der Simuliden „die Rhabdomere samt den dazugehörigen Retinulazellen die Basalmembran durchbrechen, das äußere Opticusganglion durchsetzen und konvergierend bis an das innere Ganglion sich erstrecken".

3. Die Nervenbündelschicht des Turbanauges.

Die Entstehung der Nervenbündelschicht beginnt an den jüngsten Stadien. Der dem Seitenauge benachbarte Teil der Turbanaugenanlage ist in der Entwicklung am meisten vorgeschritten. Hier findet schon dann, wenn noch kaum eine Differenzierung festzustellen ist, von den unteren, später zu Retinulae werdenden Zellen die Aussendung von Fortsätzen statt. Diese ersten Fasern gleiten am Rande des Seitenauges entlang und bilden mit dessen Eckfasern ein dickes Bündel (Abb. 3).

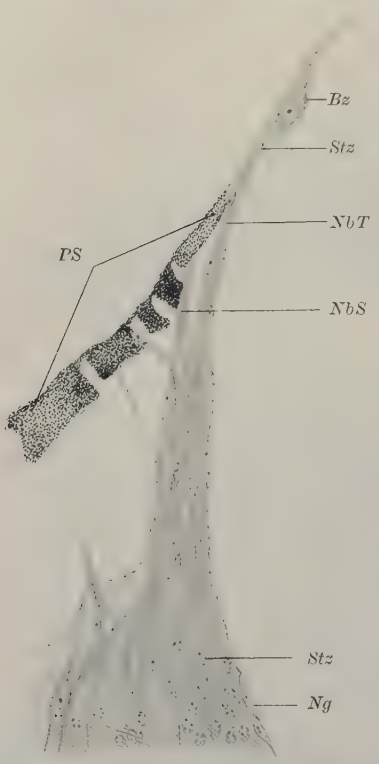

Abb. 13. *Cloëon*-Larve. 2. Stadium. Querschnitt. Median gelegenes Nervenbündel der rechten Körperseite. Vergr. 800:1.

Abb. 13 stellt dies Bündel bei stärkerer Vergrößerung dar. Man sieht, wie erst ganz in der Nähe der Augenanlage ein selbständiger Verlauf des primären Nervenbündels des Superpositionsauges (*NbT*) einsetzt, im übrigen findet eine feste Anlagerung an die vorhandenen Fasern des Seitenauges (*NbS*) statt.

Mit der fortschreitenden Turbanaugenausbildung erfolgt medianwärts ein immer neues Anlagern von Fasern (Abb. 5). Es entsteht ein dickes Bündel, das sich von den Fasern des Appositionsauges abtrennt. Es findet dann auch innerhalb dieses selbständigen Bündels des Superpositionsauges lateral eine Abspaltung einzelner Fasergruppen statt. Abb. 5 zeigt schon drei solcher Bündelchen abgetrennt. Dieser Vorgang wiederholt sich während der ganzen Entwicklung der Nervenbündelschicht. Das mediane Bündel erscheint immer kompakt und enthält gesammelt die jüngsten, feinsten Fäserchen, die lateralen bilden selbständige Stränge.

Die Abspaltung beginnt distal und greift proximal immer weiter hin-

unter, wie ein älterer Entwicklungszustand, Abb. 14, veranschaulicht. Johansen vermutet, daß Phagozyten diese Spaltung besorgen. Bott

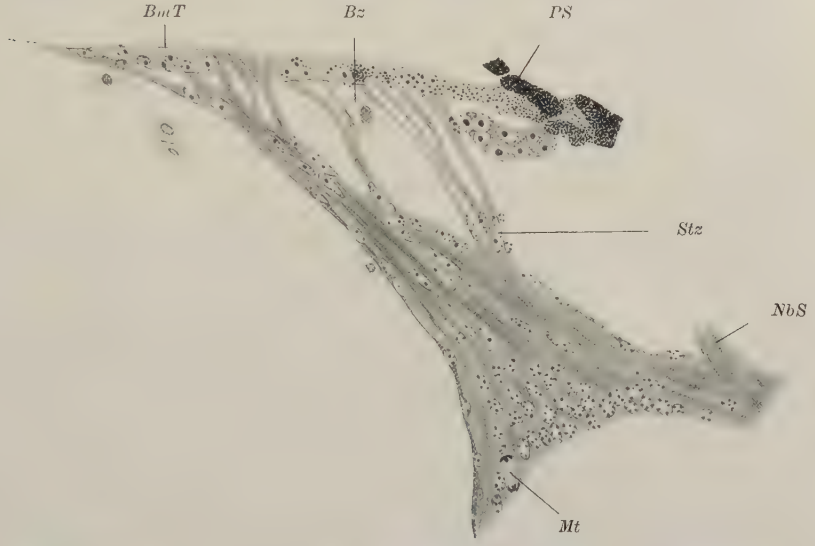

Abb. 14. *Cloëon*-Larve. Mittleres Entwicklungsstadium. Querschnitt. Nervenbündelschicht des Turbanauges. Linke Körperseite. Vergr. 800 : 1.

hat bei *Gyrinus* keine solchen gesehen, und auch ich fand sie bei *Cloëon* nicht. Wie im ganzen übrigen Körper, so sind auch in dieser Zone Blutzellen vorhanden. Sie erscheinen zuweilen den Bündeln angepreßt (*Bz*), aber sie stehen in keiner Beziehung zur Spaltung. Man muß also annehmen, daß diese ganz selbständig mit der zunehmenden Erstarkung der Fasern vor sich geht und daß die aneinander gelagerten feinen Fäserchen nur scheinbar eine Einheit darstellen.

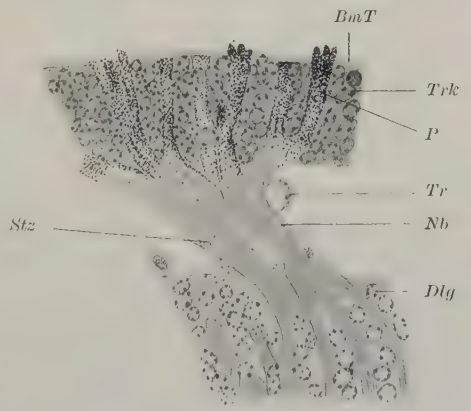

Abb. 15. *Cloëon*-Subimago. Querschnitt. Nervenbündelschicht des Turbanauges. Vergr. 656 : 1.

Jedes einzelne Bündel geht aus einem Ommatidium hervor, wie man auf Larvenstadien der Entwicklungshöhe von Abb. 14 und älteren deutlich erkennen kann.

Bei den letzten Stadien legen sich mehrere dieser Einzelbündel zu einem größeren zusammen. Die Vereinigung findet aber nur während

etwa der halben Länge statt, und zwar auf der Strecke, die frei im Kopfraum liegt (Abb. 15). Bei *Cloëon* ist unter der Basalmembran eine große Anzahl dunkler Kerne vorhanden (*Trk*), die, wie Priesner angibt und ich bestätigen kann, den Tracheen zugehörig sind, welch letztere hier unter der Membran ein dichtes Flechtwerk bilden. Zwischen diesen Kernen bleiben die Nervenbündel isoliert, sie finden hier offenbar Stütze genug. Sobald die Deuterolamina erreicht ist, findet wieder eine Aufspaltung statt (Abb. 15). Die Fasern ziehen in die Neurommatidien der Deuterolamina ganglionaris, wie ich früher schilderte.

Gleichzeitig mit der Vereinigung der Nervenbündel hat eine Verkürzung eingesetzt, wie sie auch Viallanes (1885) für Libellen und Bretschneider (1914) für *Tenebrio* feststellte.

Zimmer wies darauf hin, daß im Turbanauge von *Cloëon* in der Dämmerung auch die letzten Spuren des Retinapigmentes noch unter die Basalmembran wandern. Wir sehen in Abb. 15, wie sich dieses Pigment an den Nervenbündeln entlangschiebt.

Die Nervenfaserbündel sind von Stützzellen umgeben. Und es erhebt sich die Frage: Woher kommen diese? Schon bei der allerersten Entstehung der Nervenbündelschicht findet man die typischen langgestreckten Zellen bis in die Deuterolamina hinein vor (Abb. 13). Die mediane Begrenzung des Bündels bildet hier, wie auf allen späteren Stadien, die Neuroglia, die das ganze Gehirn einhüllt. Man erkennt sie an ihrer charakteristischen Struktur und sieht, wie sie sich an der Deuterolamina herunterzieht. Von den Stützzellen erkennt man nur die Kerne. Da sich diese Zellen schon so früh tief im Innern des Bündels befinden, müssen sie mit den abwandernden Nervenfasern dorthin gelangt sein. Es ist also zu vermuten, daß sie wie diese aus der Augenhypodermis stammen. Bott gibt von dieser Abwanderung der Stützzellen eine Abbildung, die sehr wertvoll wäre, wenn man zugleich auch die Retinulafasern sähe, an denen sie entlang gleiten.

Ich habe trotz eigens darauf gerichteter Untersuchungen niemals Zellen beobachtet, die sich auf der Grenze der Hypodermis befanden und mit Sicherheit als Stützzellen anzusprechen waren. Schwierig wird die Untersuchung bei *Cloëon* dadurch, daß die Augenhypodermis da, wo die Nervenbündel auftreffen, bereits durch eine Basalmembran abgeschlossen ist, die Kerne also von weiterher kommen müßten. An der jüngsten Ecke des Turbanauges ist aber das Gewebe so indifferent, sind die Zellen so gleichartig, daß sich nichts feststellen läßt.

Gründe, die mich aber trotzdem veranlassen, den Ursprung der Stützzellen in der Augenhypodermis zu suchen, sind folgende: Immer finden sich auf dem medianen jüngsten Bündel in unmittelbarer Nähe der Augenanlage die meisten dieser Zellen. Sie liegen hintereinander und erwecken durchaus den Eindruck, als ob sie sich im Hinabgleiten befänden. Jedoch

von einer „scheidenartigen Umhüllung" (Bott) der Stützzellen möchte ich nicht sprechen. Wenn ein Bündel noch getrennt wahrnehmbar ist, findet sich eine einzige Stützzelle an seinem Grunde (Abb. 14). Haben sich die Bündel vereinigt, so liegen unter, über und zwischen dem kompakten Bündel mehrere Zellen (Abb. 15). Aber irgendwelche umhüllenden Strukturen gibt es nicht.

4. Die Deuteromedulla externa.

a) Entstehung.

Die Deuteromedulla externa verdankt ihre Entstehung, wie schon erwähnt, dem inneren Bildungsherd. Histologisch zeigt dieser Herd denselben Aufbau wie der schon beschriebene äußere, er besteht also aus stark färbbaren Neuroblasten, die durch wiederholte Teilungen in Ganglienzellen übergehen.

An einem so jungen Entwicklungszustand, wie ihn Abb. 3 veranschaulicht, bei dem die Deuterolamina nur durch einige wenige Zellen dargestellt wird, ist auch für die Deuteromedulla externa nur erst eine geringe Zellansammlung festzustellen. An einem Stadium aber, das schon eine deutliche Fasermasse der Deuterolamina aufweist, zeigen sich Fasern der Medulla externa angelagert (Abb. 5). Sie sind weniger zahlreich als die der Deuterolamina, wie auch das folgende Stadium, Abb. 6, lehrt.

Von den ersten Stadien an bis zu den letzten zeigt sich in der Fasermasse der Deuteromedulla eine gewisse Farbdifferenz gegenüber der der Medulla externa. Bei Heidenhain-Eosinfärbung steht ein Hellrot einem Violett entgegen (vgl. Abb. 6). Azanfärbungen zeigen ein Blauviolett und Blau in den beiderlei Sehzentren (vgl. Abb. 7). Auch Mallory-Färbungen (vgl. Abb. 10) ergeben verschiedene Tönungen. Es läßt sich daraus schließen, daß die Zentren der Superpositionsaugen in ihrem chemischen Verhalten verschieden von denen der Appositionsaugen sind.

Daß die Deuteromedulla externa der Deuterolamina gegenüber in der Entwicklung zurücksteht, scheint mir nicht verwunderlich. Nach den Untersuchungen von Zawarzin (1914) und Cajal-Sanchéz (1915) ist anzunehmen, daß auch in der Deuteromedulla externa von *Cloëon*, wie in der Medulla anderer Insekten, ein Teil der Fasermasse durch Endverzweigungen der „großen hindurchziehenden Neurone" der Deuterolamina gebildet wird. Erst nach und nach wachsen die betreffenden Neuriten aus, formen das Chiasma externum und lösen sich in der Deuteromedulla externa auf. In Verbindung mit ihnen treten hier die Fortsätze der Zellen, die diesem Ganglion eigen sind.

Sehr bald tritt eine Differenzierung in der jungen Fasermasse auf, wie Abb. 16 zeigt. Sie zerfällt in zwei festgefügte Hauptteile, zwischen denen sich eine schmale, lockere dritte Schicht befindet. In dieser dünnen

Schicht findet man von Anfang an Kerne eingestreut. Diese Kerne stehen frontalwärts in Verbindung mit den das Ganglion umgebenden Ganglienzellen. Ihre Lage an diesen dünnfaserigen Stellen läßt vermuten, daß sie Stützzellen darstellen, obgleich ihr Bau anfangs ganz dem der Ganglienzellen entspricht und ihnen das Hauptcharakteristikum der Stützzellen, nämlich der längliche — nicht runde — Kern, fehlt. Auch bei den Libellen kommen solche Zellen innerhalb der Fasermasse vor, allerdings in ge-

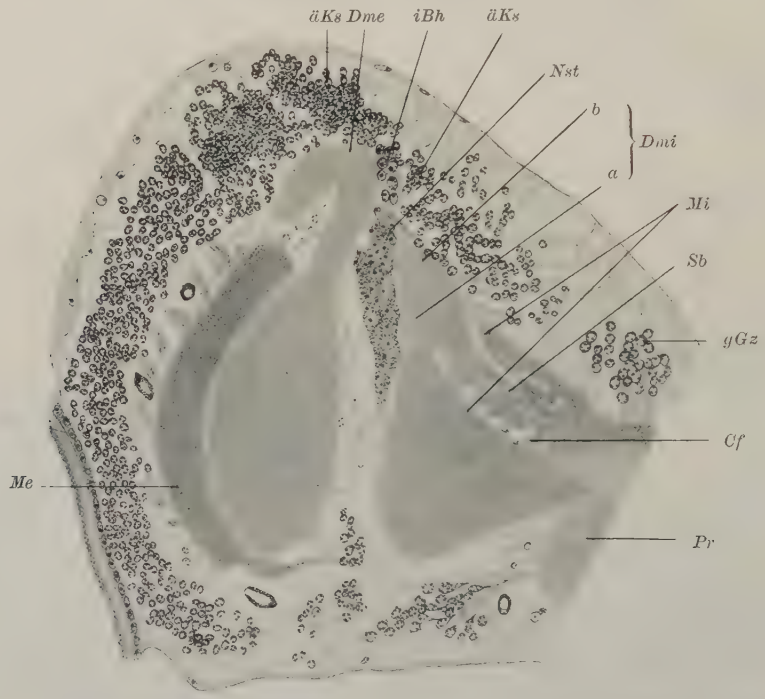

Abb. 16. Jüngere *Cloëon*-Larve. Querschnitt durch die rechten optischen Ganglien. Vergr. 288 : 1.

ringerer Anzahl. Zawarzin geht auf sie nicht näher ein. Für die Verknüpfung der Neurone bleiben sie jedenfalls ohne Bedeutung.

Mit der fortschreitenden Entwicklung der Deuterolamina und der lebhaften Abscheidung von Ganglienzellen vom hinteren Bildungsherd geht eine starke Entwicklung der Deuteromedulla Hand in Hand. Abb. 17 zeigt einen schon weit fortgeschrittenen Zustand. Man sieht, wie die Fasern des Chiasma externum (*Chf*) in die Fasermasse eintreten und wie durch die Teilung der Neuroblasten die Urganglienzellen entstehen. Diese ihrerseits wachsen durch fortgesetzte Teilungen an den Bündeln herauf, ähnlich wie wir es bei der Deuterolamina gesehen haben. Die Zellen in der dünnfaserigen Schicht der Fasermasse treten immer deutlicher her-

vor. Zuweilen sieht man auch in solchen Zellen Mitosen. In die erste der anfänglichen drei Schichten hat sich eine zweite, helle, lockere Lage (*2*) eingeschoben und sie so zerteilt (*1, 3*), daß jetzt fünf verschiedene Schichten zu unterscheiden sind.

Abb. 7 stellt schon nahezu das Ende der Entwicklung dar. Immer aber befindet sich noch eine starke Zellansammlung vor der Deuteromedulla. Für den inneren Bildungsherd gilt dasselbe wie für den äußeren:

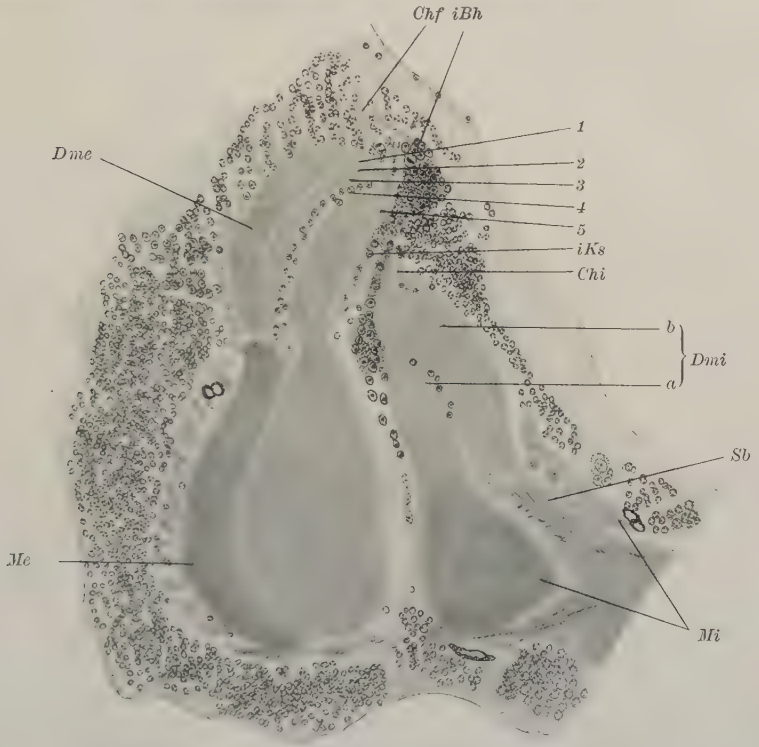

Abb. 17. *Cloëon*-Larve mittlerer Entwicklungsstufe. Querschnitt durch die rechten optischen Ganglien. Vergr. 288 : 1.

teils wächst er medianwärts vor, teils wird er durch die entstehenden Zellen und Fasern vorgeschoben. Die Verbindung mit den zwischen den Medullen sich hinziehenden Neuroblastenstreifen, die wir an den ersten Stadien sahen, gibt er niemals auf. Diese Neuroblasten wachsen mit ihm medianwärts vor (Abb. 16, 17, 19) und es ist keine scharfe Scheidung zwischen beiden möglich. Nach der von mir gewählten Bezeichnungsweise ist der innere Bildungsherd derjenige Neuroblastenkomplex, der die äußere Körnerschicht der Deuteromedulla externa (und interna, wie wir später sehen werden) hervorbringt, daher müssen wir die dem Bildungsherd am nächsten gelegenen Neuroblasten dieses Streifens als Bildner der

wenigzelligen inneren Körnerschicht der Deuteromedulla externa auffassen. In Abb. 17 haben sich schon einige Ganglienzellen der inneren Seite der Fasermasse angelagert (*iKs*).

Bei der Nymphe ist auch in der Entwicklung der Deuteromedulla externa der Abschluß erreicht (Abb. 9). Der Bildungsherd ist verschwunden. Die fünf Schichten zeigen aber noch eine starke Krümmung. Medianwärts berühren sie sich fast. Diese Krümmung verschwindet nahezu bei den noch folgenden Häutungen. Die Subimago, Abb. 10, zeigt schon einen etwas flacheren Bogen, und bei der Imago ist er fast ganz gestreckt.

b) Die Struktur der Deuteromedulla externa.

Zawarzin fand das zweite optische Ganglion bei *Aeschna*-Larven von zweierlei Ganglienzellen umgeben:

1. von kleinen, chromatinreichen des gewöhnlichen Typs,
2. von großen, plasmareichen Zellen.

Dieselben beiden Zellarten fand auch ich bei *Cloëon*. Die ersteren bilden die Hauptmasse der äußeren und die innere Körnerschicht. Die großen, plasmareichen Zellen liegen in Form eines Bandes an der Frontalseite der Deuteromedulla und greifen medianwärts um sie herum. Abb. 18 zeigt sie seitlich liegend (*g Gz*); ihre Zellkörper bilden einen einheitlichen Komplex. Ihre Fasern aber senden sie in zwei getrennten Zügen in die Deuteromedulla. Jeder Strang zieht in eine der beiden hellen, lockeren Schichten, die wir allmählich sich herausdifferenzieren sahen. Der untere, dicke geht in die breitere Schicht, deren Zellen jetzt, bei der Subimago, deutlich ihre Stützzellennatur verraten; der obere mündet in die schmalere Schicht. Offenbar sind diese großen Ganglienzellen identisch mit Zawarzins „großen Zellen horizontaler Geflechte".

Die Fasermasse der Deuteromedulla externa gliedert sich in fünf Schichten; außer den beiden lockeren sind drei Schichten fester Glomerulensubstanz vorhanden (Abb. 18). Die beiden oberen (*1*, *3*), die durch die erste lockere Schicht (*2*) getrennt sind, zeigen ein und dieselbe Struktur. Auffallend sind die langen, hellen Nervenfasern, die im Schnitt teils beide Schichten fortlaufend durchziehen, teils nur in einer der beiden zu sehen sind. In der fünften Schicht findet ein allmählicher Übergang von horizontal ziehenden Fasern zur typischen Glomerulensubstanz statt. Im untersten Teile haben sich von dieser Hauptschicht drei kleinere Schichten abgegliedert. (Die Mikrophotographie, Abb. 10, läßt dies nur schwach erkennen.) Diese drei schmalen Streifen gehen nicht ganz bis zur medianen Begrenzung durch und sind deshalb auf der Zeichnung Abb. 18 nicht getroffen.

Vergleichen wir die Deuteromedulla externa mit dem entsprechenden Zentrum des Appositionsauges (Abb. 10), so zeigt sich auch hier, wie bei

der Deuterolamina ganglionaris, die größere Kompliziertheit der Sehmasse des Superpositionsauges. Der Deuteromedulla mit ihrer vielfachen Schichtung steht die Medulla externa mit nur zwei Hauptschichten gegenüber, einer oberen, festen, und einer unteren, die in ihrem oberen Teil größere Lockerheit aufweist und unten zwei kleine Schichten abspaltet. Stützzellen finden sich nirgends; sie sind bei dem viel kompakteren Charakter dieser Fasermasse wohl entbehrlich.

Wie wir gesehen haben, lagert sich die Deuteromedulla an die Medulla an. Aber — und das mag besonders hervorgehoben werden — von Anfang an besteht eine scharfe Trennung zwischen den beiden Sehzentren,

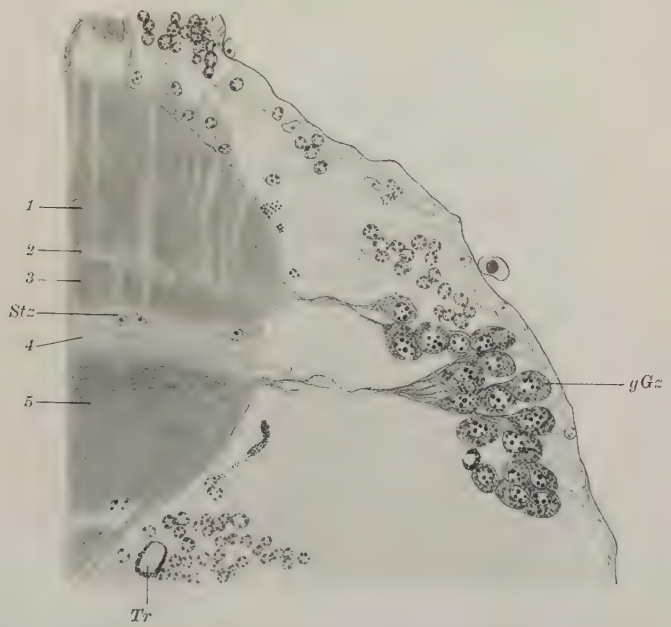

Abb. 18. *Cloëon*-Subimago. Querschnitt durch die Deuteromedulla externa der rechten Körperseite. Vergr. 656 : 1.

wie das auch für die Deuterolamina und Lamina gilt. Daß die Schichten ineinander übergehen, wie HANSTRÖM (1928) meint, ist keineswegs festzustellen.

5. Die Deuteromedulla interna.

a) Entstehung.

Wir haben den inneren Bildungsherd auf seiner Wanderung medianwärts verfolgt und sahen, wie er dorsalwärts die Zellen der äußeren Körnerschicht der Deuteromedulla externa aus sich hervorgehen ließ. Dieser Herd bildet, wie das schon angedeutet worden ist, auch die äußeren Ganglienzellen der Deuteromedulla interna (Abb. 16).

Die Entstehung der Fasermasse dieses Ganglions ist schwieriger zu verfolgen als die der beiden bereits beschriebenen. Es erfolgt keine einfache Anlagerung, sondern ein kompliziertes Sicheindrängen in die Fasermasse der Medulla interna. Letztere besteht, bei Männchen ebenso wie bei den Weibchen, aus zwei Teilen, einem lateral gelegenen größeren und einem medianen kleineren (vgl. Abb. 5), die durch Commissuren untereinander verbunden sind. Sobald nun die Deuteromedulla externa

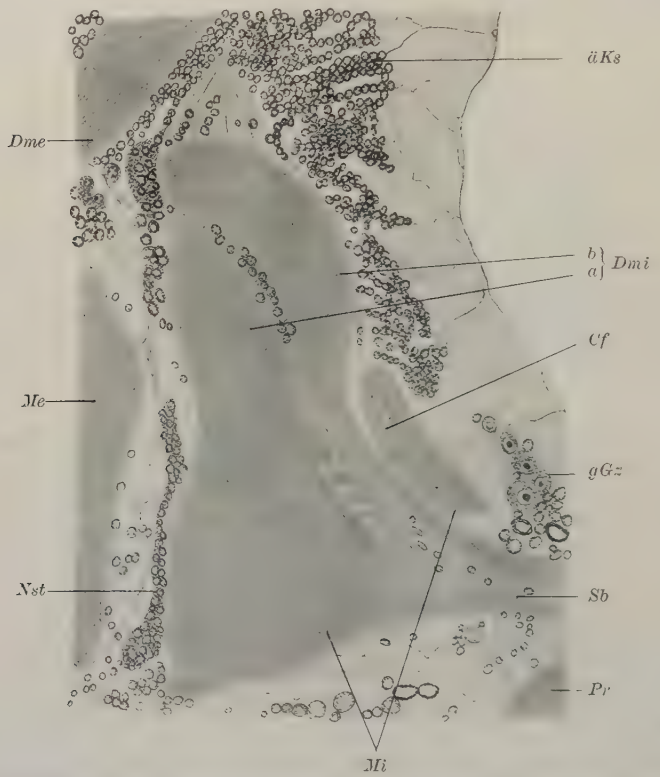

Abb. 19. *Cloëon*-Larve, fast ausgewachsen. Querschnitt durch die optischen Ganglien der rechten Körperseite. Vergr. 288 : 1.

in die Aussendung von Chiasmafasern eintritt, sobald Ganglienzellen unterhalb des Bildungsherdes entstanden sind, sind die Bildner der neuen Fasermasse vorhanden. Es tritt die Deuteromedulla interna in die Erscheinung. Sie differenziert sich bald in zwei verschieden strukturierte Teile, der eine liegt dem größeren Abschnitt der Medulla interna an (*a*, Abb. 16), geht in ihn über und ist nur durch seine hellere Färbung von ihm zu unterscheiden. Der zweite besitzt von Anfang an eine charakteristische Gestalt. Er legt sich fast kappenförmig dem ersten an (*b*, Abb. 16).

Zwischen diesen beiden Teilen findet sich eine lockere faserige Schicht, wie das spätere, durch Abb. 17 dargestellte Stadium zeigt. In diese Schicht schieben sich von dem zwischen Medulla externa und interna liegenden Neuroblastenstreifen her Zellen ein, die offenbar wieder als Stützzellen anzusprechen sind. Die Abgrenzung von Deuteromedulla und Medulla interna wird immer deutlicher. So scharf wie die beiden bisher besprochenen Ganglien setzt sich dies dritte nicht gegen das des Appositionsauges ab, aber an der Einkerbung des Neuropilemms kann man ungefähr die Grenze erkennen.

Die innere Körnerschicht wird, wie die der Deuteromedulla externa, von den Neuroblasten gebildet, die sich an den inneren Bildungsherd anschließen. Es ist erstaunlich, wie lange dieser Streifen sich in Form eines „ruhenden Bildungsherdes" erhält. Noch bei der fast ausgewachsenen Larve (Abb. 19) befinden sich seine Zellen in festem Verband. Sie haben zwar nicht mehr das Aussehen von Neuroblasten, sie ähneln schon den Ganglienzellen. Erst in den folgenden Entwicklungsstufen: Nymphe, Subimago und Imago, treten sie einzeln auf und machen den Eindruck ausgebildeter Ganglienzellen. Noch bemerkenswerter ist es, daß dieser Neuroblastenstreifen bis zum Nymphenstadium in seiner ganzen Länge erhalten bleibt. (Er ist auf den Abbildungen nicht immer ganz getroffen.) Man findet ihn also bis zuletzt auch noch zwischen den Medullen. Erst vom Nymphenstadium an ist er in die innere Körnerschicht dieser ausgewachsenen primären Sehmassen zerfallen.

Die Fasermasse der Deuteromedulla interna erleidet bei den folgenden Stadien: Nymphe, Subimago und Imago, keinerlei Veränderungen mehr (Abb. 10).

b) Die Struktur der Deuteromedulla interna.

Die Fasermasse dieses Ganglions stellt sich als ein nicht so differenziertes Gebilde dar wie die der Deuteromedulla externa. Sie besteht aus zwei Teilen, die durch eine schmale, lockere, von Zellen gestützte Schicht getrennt werden. Die Struktur dieser beiden Teile weicht voneinander ab (Abb. 19). Der mediane kappenförmige Teil (*b*) zeigt eine schwache Streifung, während der innere (*a*) die gewöhnliche Glomerulenstruktur aufweist, die sich auch bei der Medulla interna findet.

Auch die Ausgestaltung der Ganglienzellen der Deuteromedulla interna weist eine Vereinfachung gegenüber der Deuteromedulla externa auf. Es sind nur einerlei Zellen, nämlich kleine, chromatinreiche, vorhanden. Wohl finden sich weiter proximalwärts große Ganglienzellen, aber diese sind offenbar dem Protocerebrum zuzuordnen. Man sieht deutlich ihre Fasern ins Gehirn ziehen (Abb. 16 *g Gz*). Ob sie aber von ihrem Eintritt an etwa Fortsätze in den Lobus opticus schicken und damit mit Zawarzins Zellen mit T-förmigem, rückläufigem Fortsatz iden-

tisch sind, ließe sich nur durch Neuronenfärbungen entscheiden. Für die Deuteroganglien sind sie jedenfalls nicht ausschließlich in Anspruch zu nehmen, da sie sich bei den weiblichen Tieren ebenfalls vorfinden.

Der Deuteromedulla interna als dem letzten Ganglion des Superpositionsauges kommt es zu, die Verbindung mit dem Protocerebrum herzustellen. Dies geschieht, und zwar bereits in den ersten Stadien, durch einen dicken Faserzug (*Sb*), der in die Commissuralfasern der Medulla interna eingebettet liegt (Abb. 16, 17, 19). Dieser Strang wird verstärkt durch Fasern, die unterhalb der Medulla austreten (Abb. 19). Die Fortsätze, die aus dem lateral gelegenen Teil der Deuteromedulla interna hervorgehen, scheinen über die Medulla interna ins Gehirn zu ziehen.

Meine Untersuchungen an *Cloëon dipterum* ergaben, daß dem Frontauge, wie dem Seitenauge, drei charakteristisch geformte optische Ganglien zuzuordnen sind. Ich nannte sie Deuterolamina ganglionaris, Deuteromedulla externa und interna. Es ergäbe sich damit für das Superpositionssehen dieselbe Neuronenkette wie für das Appositionssehen. Ja, wenn wir unsere Befunde über den Bau der Sehmassen des Superpositionsauges übersehen, sind wir zu der Vermutung berechtigt, daß in den Deuteroganglien eine viel kompliziertere Verzweigungsweise der Neurone stattfinden muß als in den Zentren des Appositionsauges.

B. Leptophlebia marginata Leach.

Bereits oben wurde auf Abb. 23 hingewiesen. Sie zeigt, daß entsprechend der typischen Doppelaugenausbildung auch im Lobus opticus eine Zweiteilung der Sehmassen stattgefunden hat, ähnlich wie bei *Cloëon*. Wie diese Duplizität der optischen Ganglien sich herausbildet, soll uns zunächst beschäftigen, alsdann sei ein Vergleich der Deuteroganglien von *Leptophlebia* und *Cloëon* durchgeführt.

1. Die Deuterolamina ganglionaris.

Auch bei *Leptophlebia marginata* bildet sich das Frontauge erst postembryonal aus. Dieses Auge ist ein Appositionsauge wie das von *Potamanthus* (vgl. die Einleitung). Es ist bei jungen Larven, bei denen das Seitenauge schon voll entwickelt ist, äußerlich noch nicht sichtbar. Später erscheint es als hellgelber, dann bräunlicher Fleck neben dem Seitenauge und wächst allmählich zu seiner endgültigen Größe heran. Es sind das Vorgänge analog denen, die Priesner bei *Cloëon* beschrieb. Die Einzelheiten der Frontaugenausbildung sind bei *Leptophlebia* noch nicht untersucht; sie werden aber gegenüber *Cloëon* wohl nichts wesentlich Neues bringen.

Die Entstehung der Deuteroganglien geht, wie zu erwarten war, wieder von zwei Bildungsherden aus, einem äußeren, median der Lamina

ganglionaris gelegenen und einem inneren, median der Medulla externa befindlichen.

Der äußere Bildungsherd (Abb. 20), der die Deuterolamina ganglionaris hervorbringt, besteht, wie jeder derartige Bildungsherd, aus den cha-

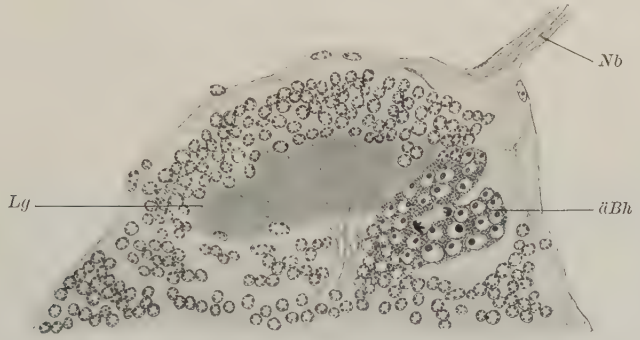

Abb. 20. Junge *Leptophlebia*-Larve. Horizontalschnitt. Lamina ganglionaris der rechten Körperseite. Vergr. 656 : 1.

rakteristischen Neuroblasten. Dieser Bildungsherd zeigt nicht wie bei *Cloëon* eine zapfenartige Form, sondern er stellt ein kompakteres Gebilde dar. Auch seine weitere Entwicklung verläuft gegenüber *Cloëon* durchaus abweichend. Bei *Cloëon* teilen sich die der Lamina am nächsten

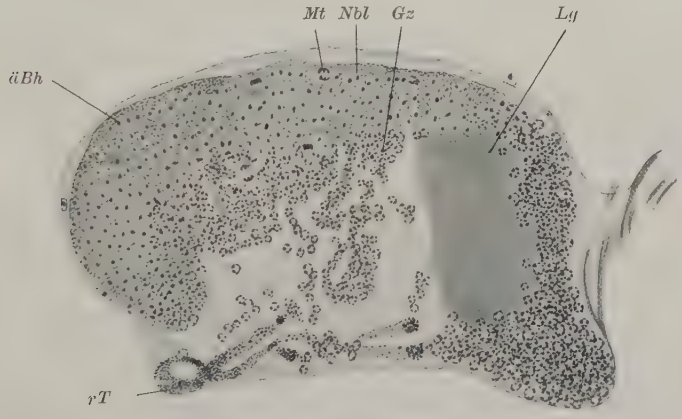

Abb. 21. *Leptophlebia*-Larve mittlerer Entwicklungsstufe. Querschnitt. Lamina ganglionaris der linken Körperseite. Vergr. 448 : 1.

liegenden Neuroblasten in Urganglienzellen auf und diese weiter in Ganglienzellen. Hier aber läßt der äußere Bildungsherd zunächst nur Neuroblasten entstehen. Diese stellen (Abb. 21) eine starke Wucherung median der Lamina ganglionaris dar. Zahlreiche Spindeln (*Mt*) finden sich sowohl in der Schnittebene, d. h. also in dorsoventraler Richtung, als auch

senkrecht zu ihr. Später setzt über diese ganze Anlage der Deuterolamina hin die Aufteilung der Neuroblasten in Urganglienzellen und Ganglienzellen ein. Und zwar beginnt sie ventral und greift dorsal immer weiter hinauf. So kommen wir, durch eine andere Bildungsweise, schließlich doch zu demselben Resultat wie bei *Cloëon*, indem zahlreiche Ganglienzellen denen der Lamina ganglionaris angelagert sind. Ihre Lage wird bestimmt durch die aus dem Frontauge austretenden Fasern, die sich zwischen diese Zellen schieben; sie sind also in Reihen hintereinander angeordnet, wie aus Abb. 22 hervorgeht. Die hier dargestellte Entwick-

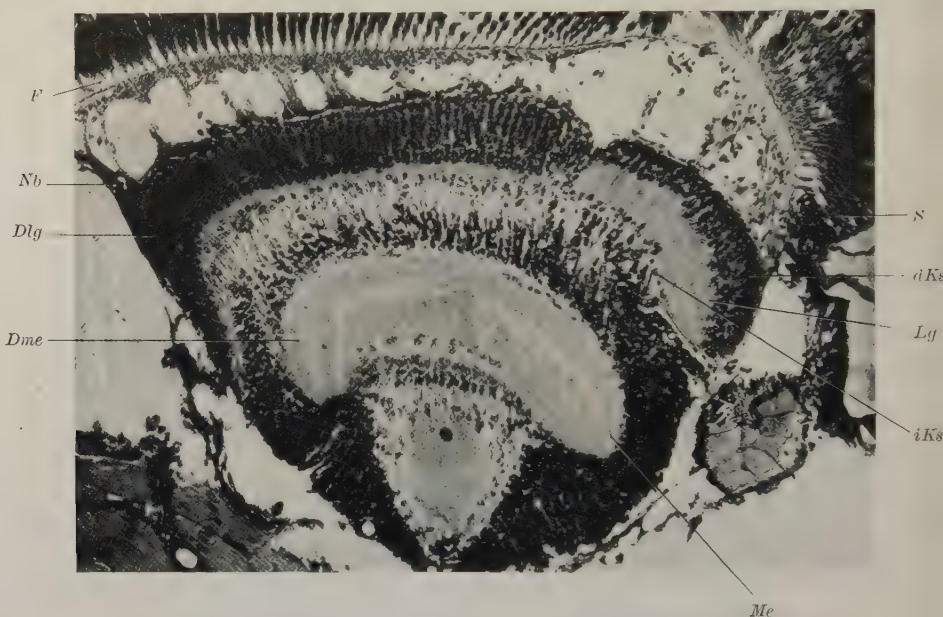

Abb. 22. *Leptophlebia*-Larve, fast ausgewachsen. Querschnitt durch die linken optischen Ganglien. DELAFIELDsches Hämatoxylin. Vergr. 300 : 1.

lungsstufe ist etwa der von Abb. 7 bei *Cloëon* vergleichbar. Die Abbildung zeigt, wie sich unterhalb der Zellen der Deuterolamina ein schmaler Streifen Fasermasse gebildet hat. Der am weitesten median gelegene Teil dieses Ganglions ist noch wenig entwickelt; die Zellen sind hier ungeordnet und das in sie eintretende Faserbündel (*Nb*) ist noch kompakt. Der mediane Teil der Deuterolamina ist ventralwärts abgebogen. Wenn später der Kopf in die Breite wächst, streckt sich dieser Bogen, so daß die Deuterolamina ganz der Form des Auges angepaßt wird (Abb. 23). Auf den letzten Stadien verstärken sich die Fasern dieser Sehmasse erheblich, die Zellen werden seitlich auseinander gedrängt, und es treten dieselben wohlausgebildeten Neurommatidien in die Erscheinung (Abb. 23), wie wir sie von *Cloëon* her kennen.

Der Gegensatz zwischen dem äußeren optischen Ganglion des Seitenauges und dem des Frontauges ist derselbe wie bei *Cloëon*: Die Lamina ganglionaris zeigt eine scharfe Trennung in Fasermasse und Körnerschichten (*äKs* und *iKs*, Abb. 22); die Deuterolamina ist fast auf ihrer ganzen Höhe mit Kernen angefüllt, zwischen denen sich die Neurommatidien hinziehen, nur der untere Teil der Fasermasse bleibt kernfrei.

Auf dem in Abb. 22 dargestellten Stadium ist die Deuterolamina vom Auge durch einen Zwischenraum getrennt; den letzteren füllen Nervenbündel aus. Bei der Subimago dagegen ist dieses Ganglion dem Frontauge eng angepreßt (Abb. 23). Unterhalb der Basalmembran durch-

Abb. 23. *Leptophlebia*-Subimago. Querschnitt durch den Kopf. Azan. Vergr. 60:1.

laufen die Fasern der Retinulazellen eine Schicht von nur wenigen Tracheenzellen (letztere sind hier weit geringer an Zahl als bei *Cloëon*), dann treten die Fasern unmittelbar in die Deuterolamina ein. Die Verkürzung der Nervenbündel erfolgt also hier in noch höherem Grade als bei *Cloëon*.

2. Die Deuteromedulla externa.

Die Entwicklung dieser Sehmasse weicht nicht von der an *Cloëon* beobachteten ab. Es sei daher auf meine diesbezüglichen Ausführungen verwiesen. Also auch hier entstehen die Ganglienzellen der Deuteromedulla externa vom inneren Bildungsherd aus. Die Fasermasse bildet sich sowohl aus den Fortsätzen dieser Zellen wie auch aus den Fasern des Chiasma externum. Es lagert sich diese Fasermasse unmittelbar an die bereits vorhandene der Medulla externa an.

Auf den ersten Stadien stellt sich das Neuropilemm als ein schmaler, einheitlicher Streifen dar. Bald aber setzt eine Differenzierung ein. Es bilden sich, wie Abb. 24 zeigt, zwei gleichgestaltete Schichten heraus, die durch eine lockere dritte Schicht getrennt sind. Diese letztere ist sehr schmal, in ihr finden sich niemals Stützzellen.

Die Differenzierung der Fasermasse hat mit der Ausbildung dieser drei Schichten ihr Ende erreicht. Auch die Subimago (Abb. 25) weist nicht zahlreichere Schichten auf. Es hat aber gegenüber den früheren Stadien eine erhebliche Verlängerung medianwärts und eine geringe Er-

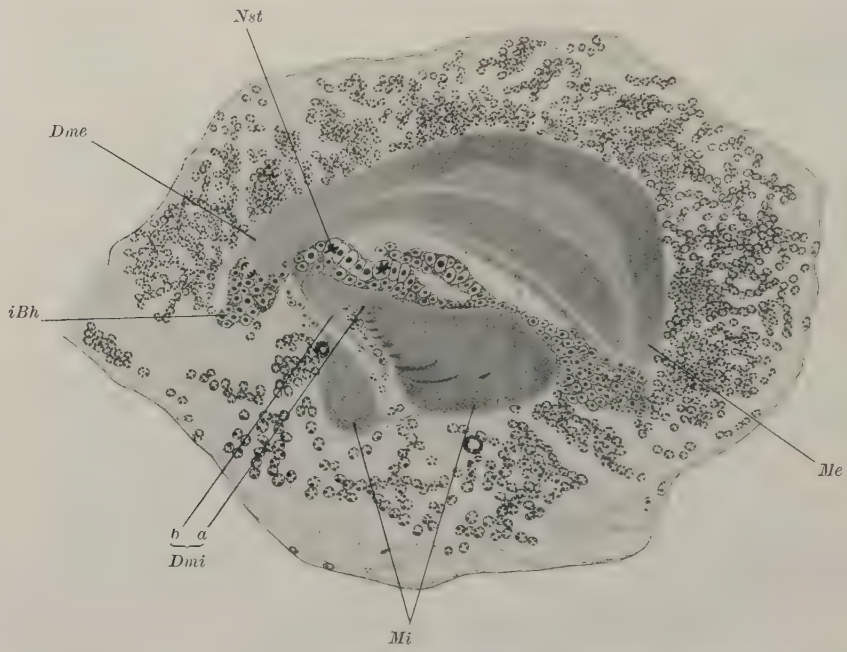

Abb. 24. *Leptophlebia*-Larve mittlerer Entwicklungsstufe. Querschnitt durch die linken optischen Ganglien. Vergr. 448 : 1.

höhung dorsalwärts stattgefunden. An Höhe bleibt die Deuteromedulla externa jedoch immer hinter der Medulla zurück.

Von den drei genannten Schichten zeigt die erste im Endstadium einen deutlich faserigen Bau, die mittlere erscheint hell und locker und die dritte besitzt die gewöhnliche Glomerulenstruktur.

Umgeben ist diese Fasermasse vorwiegend von den gewöhnlichen, kleinen, chromatinreichen Ganglienzellen. Frontal findet man eine geringe Anzahl größerer Ganglienzellen, deren Plasma noch deutlich sichtbar ist. Aber so erheblich, wie bei *Cloëon* (vgl. Abb. 18), ist die Größendifferenz zwischen den beiderlei Zellen nicht.

Vergleichen wir den Bau der Deuteromedulla externa mit dem der Medulla, so müssen wir für *Leptophlebia* zum Unterschied von *Cloëon* feststellen, daß hier die Medulla externa die Deuteromedulla an Kompliziertheit übertrifft. Abb. 25 zeigt diesen Gegensatz. Die Medulla externa besteht aus drei Hauptschichten (*1*, *2*, *3*), die durch helle Streifen gegeneinander abgesetzt sind. Innerhalb dieser Schichten hat eine weitere Aufteilung stattgefunden. In der unteren Hauptschicht lassen sich sechs heller und dunkler getönte Lagen unterscheiden; die mittlere und obere Schicht zeigt je eine (im Schnitt nicht ganz durchgehende) Zweiteilung.

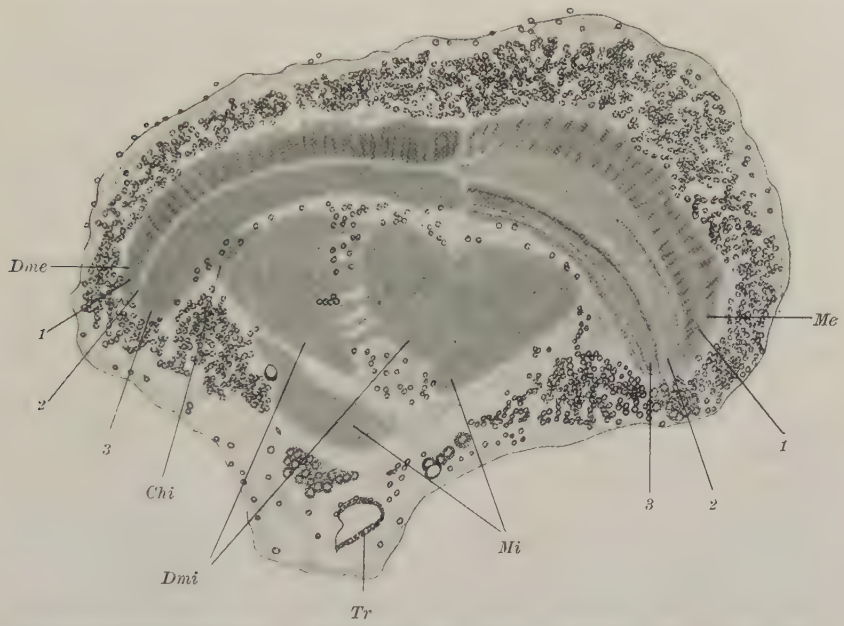

Abb. 25. *Leptophlebia*-Subimago. Querschnitt durch die linken optischen Ganglien. Vergr. 192:1.

Dieser Kompliziertheit der Struktur steht die Deuteromedulla mit ihren drei in sich einheitlich gebauten Schichten gegenüber.

3. Die Deuteromedulla interna.

Auch die Entstehung dieses Ganglions zeigt keine wesentlichen Abweichungen von dem entsprechenden Entwicklungsvorgang bei *Cloëon*. Die Bildung der Ganglienzellen erfolgt also ebenfalls vom inneren Bildungsherd aus ventralwärts; wieder schiebt sich die junge Fasermasse zwischen die vorhandenen beiden Teile der Medulla interna ein (Abb. 24). Und auch eine Zweiteilung der Sehmasse ist festzustellen: Ein medianer kappenförmiger Abschnitt (*b*) legt sich einem fest mit der Medulla interna verbundenen (*a*) eng an; zwischen beiden findet sich eine Anzahl von Zellen.

Auffallender als bei *Cloëon* ist die starke Wucherung des Neuroblastenstreifens, der sich an den inneren Bildungsherd anschließt (*Nst*, Abb. 24). Seine Bedeutung ist dieselbe wie dort: er bringt die inneren Körnerschichten der Deuteromedullen und der Medullen hervor. Bei der Subimago (Abb. 25) hat er, wie der innere Bildungsherd, sich aufgelöst und in Ganglienzellen aufgeteilt.

Die Fasermasse der Deuteromedulla interna wächst heran wie bei *Cloëon*, sie zeigt aber doch im Bau beim ausgebildeten Tier einen Unterschied, wie er aus einem Vergleich von Abb. 19 und 25 hervorgeht. Bei *Cloëon* sahen wir, daß die beiden Teile dieser inneren Sehmasse nur durch eine schmale, von Zellen gestützte Schicht geschieden waren. Hier aber geht die Trennung weiter, denn die beiden Teile sind voneinander abgerückt und die Verbindung zwischen ihnen wird durch dicke Stränge von Faserbündeln hergestellt.

Die Scheidung der Fasermasse der Medulla von der der Deuteromedulla interna ist auch bei *Leptophlebia* scharf, trotz der gleichen Struktur der beiden aneinander gelagerten Teile (Abb. 25).

Die Gleichheiten und Unterschiede in der Entwicklung und Struktur der Deuteroganglien von *Leptophlebia* und *Cloëon* sind also die folgenden: Gleich verläuft die Entwicklung der Deuteromedullae externae und internae, gleich ist die Struktur der Deuterolaminae ganglionares. Geringe Verschiedenheiten weist der Bau der Deuteromedullae internae auf. Wesentliche Unterschiede finden sich in der Entwicklung der Deuterolaminae und in der Struktur der Deuteromedullae externae.

Bei *Cloëon* wächst die Deuterolamina allmählich von der Lamina her medianwärts vor. Schritt für Schritt werden die Neuroblasten des äußeren Bildungsherdes durch wiederholte Teilungen zu Urganglienzellen und schließlich zu Ganglienzellen, deren Fortsätze zusammen mit den Retinulafasern des Turbanauges nach und nach die Fasermasse bilden. Anders bei *Leptophlebia*; es findet dort eine mächtige Wucherung der Neuroblasten des äußeren Bildungsherdes statt, bis fast das ganze Gebiet erfüllt ist, das später die Deuterolamina einnimmt. Alsdann bilden sich die Neuroblasten durch Teilung zu Urganglien- und Ganglienzellen um, und es entsteht die neue Fasermasse.

Eine Erklärung für diese Unterschiede sehe ich in folgendem: Bei *Cloëon* entwickelt sich das Turbanauge in denjenigen Teilen zuerst, die dem Seitenauge anliegen; später greift die Bildung medianwärts weiter (vgl. Priesner). In Zusammenhang damit steht die schrittweise medianwärts erfolgende Ausbildung der Deuterolamina. Über die Entwicklung des Frontauges von *Leptophlebia* ist nichts bekannt, so viel allerdings geht aus meinen Präparaten hervor, daß die Entwicklung des akzessorischen Auges im ganzen Gebiet der Anlage gleichmäßig erfolgt. Dem entspricht

das gleichmäßige Sichausbreiten der Neuroblasten und die über das ganze Gebiet fast gleichmäßige Bildung von Ganglienzellen und Fasern.

Das Frontauge von *Cloëon* ist, wie bereits früher erwähnt, erheblich weiter differenziert als das von *Leptophlebia*. Dieser Unterschied findet seinen Ausdruck allein in dem verschiedenartigen Bau der beiden Medullae externae. Der höchst komplizierten Schichtung dieses Ganglions bei *Cloëon* steht die relativ einfache Ausgestaltung der Fasermasse bei *Leptophlebia* gegenüber.

C. Ecdyonurus lateralis Curt.

Nach Dietrich sind unter den Dipteren die Asiliden ein treffendes Beispiel dafür, wie aus einem ursprünglich einheitlichen Auge durch Differenzierung eines Teilgebietes ein Doppelauge entstehen kann. Das gleiche läßt sich über die Stellung von *Ecdyonurus* unter den Ephemeriden sagen. Im Laufe der Larvenentwicklung vergrößert sich das Auge des Männchens von *Ecdyonurus* (wie das der Libellen), bis die beiden Seitenaugen auf dem Scheitel nahezu zusammenstoßen. Larven mittlerer Größe zeigen in beiden Geschlechtern ein fast gleich ausgebildetes Appositionsauge. Während dann aber beim Weibchen die Augenentwicklung zum Stillstand kommt, sieht man beim Männchen (ähnlich wie bei den jüngsten *Cloëon*-Larven) noch undifferenzierte, embryonale Zellen den Augen median anliegen. Diese Zellen bilden sich fortlaufend in die Facettenglieder um. Mit Pigment werden sie ebenso versehen wie die schon vorhandenen Ommen. Sehr spät, deutlich erst beim Übergang vom Nymphenstadium zur Subimago, findet eine Streckung und Verbreiterung der frontal gelegenen Ommatidien statt. Die anfangs gleichmäßige Pigmentierung des Auges ist jetzt im Frontanteil eine sehr viel geringere, vor allem ist das unterhalb der Basalmembran befindliche Pigment fast ganz in den Bereich der seitlichen Ommen verschoben (*P*, Abb. 30). So kommen wir zu einem Gebilde, das wir, obgleich es in seiner äußeren Kontur einheitlich ist, als Doppelauge ansprechen müssen.

Dieser Verschiedenheit in der Entwicklung des Doppelauges den beiden bisher beschriebenen Formen gegenüber entspricht ein wesentlicher Unterschied in der Ausgestaltung des Lobus opticus. Während bei dem erwachsenen Männchen von *Cloëon* und *Leptophlebia* jederseits doppelte optische Ganglien vorhanden sind, bleiben sie bei *Ecdyonurus* einfach. Wie also hier das Auge sich nach und nach vergrößert, ohne daß die Neubildung sich absetzt, so wachsen auch die optischen Ganglien ohne eine Abgrenzung aus.

1. Anordnung und Bau der embryonalen Elemente.

Larven mittlerer Größe, die sich durch die ersten Anlagen der Genitalanhänge am 9. Abdominalsegment als männlich erweisen, zeigen eine

Ausbildung des Lobus opticus, wie sie Abb. 26 darstellt: Die Lamina ganglionaris ist noch relativ klein, äußere Körnerschicht und Fasermasse sind gut ausgebildet; die innere Körnerschicht dagegen ist gering entwickelt. Durch das Chiasma externum ist dieses Ganglion mit der Medulla externa verbunden. Diese zeigt bereits einen hohen Grad der Entwicklung. Das Chiasma internum leitet die Sehfasern in die Medulla interna oder diese ziehen durch die Commissur (Bezeichnung nach ZAWARZIN) teils in die Medulla interna, teils direkt ins Protocerebrum. Die wohlausgebildete äußere Körnerschicht der Medulla externa geht an der Ventralseite in die zahlreichen Zellen der äußeren Körnerschicht der Me-

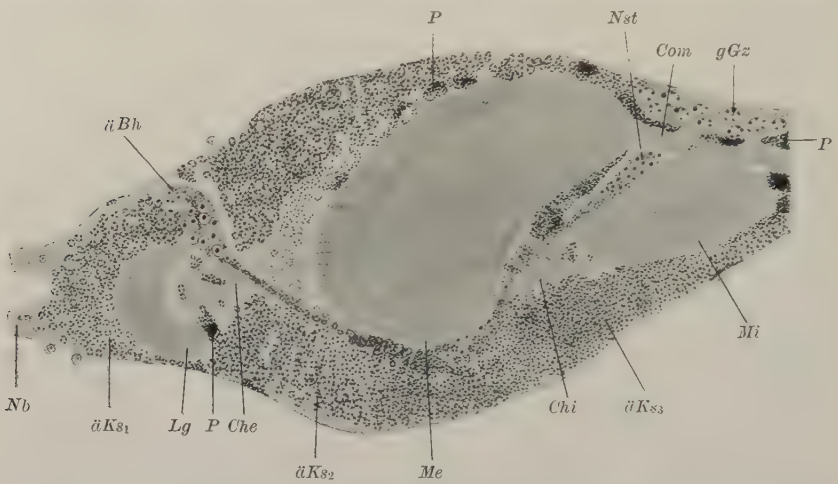

Abb. 26. *Ecdyonurus*-Larve mittlerer Größe. Querschnitt durch die rechten optischen Ganglien. Vergr. 292 : 1.

dulla interna über. Die dorsal der Commissur gelegenen großen Ganglienzellen (*gGz*) sind der Medulla externa zuzuordnen.

Als Zeichen des noch wachstumsfähigen Zustandes finden sich Neuroblasten im Bereiche der optischen Ganglien. Wieder sind sie, wie bei *Cloëon*, in ganz bestimmter Weise angeordnet: Von einer besonders starken Anhäufung an der dorsalen Ecke der Lamina ganglionaris ziehen die Neuroblasten im Bogen bis zur ventralen Begrenzung der Medulla externa, um von da im Bogen wieder dorsalwärts zu verlaufen und zwischen Medulla externa und interna mit einer Verdickung zu enden. Es ergibt sich für die Neuroblastengebiete also etwa die Form einer Parabel, deren Scheitel ventral der Fasermasse der Medulla externa anliegt und deren Öffnung dorsalwärts weist.

Die Dicke der Neuroblastenschicht ist verschieden: Die bogenförmigen Strecken sind nur auf wenigen Schnitten zu sehen, auf zahlreicheren aber findet man die dorsalen Enden. Auf solchen Schnitten

erscheinen diese Eckanhäufungen dann zusammenhanglos und das mag Berger dazu geführt haben, bei Libellen, wo die Neuroblasten offenbar genau so liegen wie bei *Ecdyonurus*, das verdickte Ende zwischen Medulla externa und interna mit einem eigenen Namen — „zapfenartiges Gebilde" — zu belegen. Das äußere Ende, das der Lamina vorgelagert ist, erkennt er noch nicht als Zuwachszone, nach ihm gehen äußere und innere Körnerschicht ineinander über. Zawarzin beschreibt diesen Zellkomplex sehr richtig als embryonalen Anteil des ersten optischen Ganglions. Ich möchte diesen Teil des Neuroblastenstreifens bei *Ecdyonurus* in Analogie zu *Cloëon* und *Leptophlebia* äußeren Bildungsherd nennen, obgleich, wie ich schon sagte, nur eine Weiterbildung der Lamina ganglionaris, keine spezifische Neubildung, stattfindet.

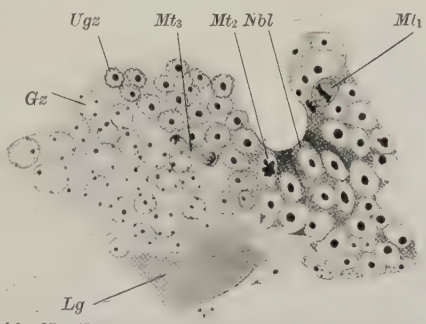

Abb. 27. *Ecdyonurus*-Larve mittlerer Größe. Querschnitt durch den äußeren Bildungsherd der rechten Körperseite. Vergr. 800 : 1.

Den Bau dieses Bildungsherdes veranschaulicht Abbild. 27: Auch er zeigt eine zapfenartige Ausgestaltung, nur weist der Zapfen dorsalwärts, nicht ventralwärts, wie bei *Cloëon*. Die Zellen sind die charakteristischen Neuroblasten mit hellem Kern, großem Nukleolus und dunkel gefärbtem Plasma. Auch die großen Spindeln (Mt_1), die für die Teilung des Neuroblasten in neue Neuroblasten typisch sind, finden sich hier. An der Grenze des Bildungsherdes teilen sich die Neuroblasten (Mt_2) in Urganglienzellen. Man sieht deren kleinen Nukleolus und das fein verteilte Chromatin (*Ugz*). Durch eine Teilung 3. Ordnung (Mt_3) gehen diese Urganglienzellen in die endgültigen Ganglienzellen über. Zwischen diesen drei Hauptteilungsschritten liegen nicht so zahlreiche Teilungen wie bei *Cloëon*. Es ist sehr wohl möglich, daß die Urganglienzelle sich hier unmittelbar in die Ganglienzelle aufteilt.

Vergleicht man die Größe der Kerne von Neuroblast, Urganglienzelle und Ganglienzelle, so stellt sich heraus, daß wohl der der zweiten dem der ersten an Größe nachsteht, der Ganglienzellkern im allgemeinen aber den Urganglienzellkern übertrifft. Die Kernsubstanz nimmt also auch hier nicht ab (vgl. *Cloëon*), sondern hat in der Ganglienzelle noch zugenommen.

2. Die Lamina ganglionaris.

Vom äußeren Bildungsherd aus findet die Vergrößerung der Lamina ganglionaris statt. Der Herd selbst bleibt in seiner Form noch eine Zeitlang erhalten, wie ein älteres Stadium (Abb. 28) zeigt. Neben der äußeren

Körnerschicht bildet er auch die innere Körnerschicht der Lamina weiter, wie die bei *Mt* seitlich aus dem Bildungsherd sich lösende Spindel veranschaulicht. Die neuentstehenden Fasern legen sich unmittelbar an die vorhandenen an. Durch keine der von mir angewandten Färbemethoden kann man die jüngsten fibrillären Elemente von den älteren trennen, sie werden also von derselben chemischen Beschaffenheit sein, und ihre Verzweigung und Auflösungsweise wird die gleiche sein.

Der äußere Bildungsherd erleidet das Schicksal aller Bildungsherde, er löst sich auf, sobald die volle Ausbildung des Tieres erreicht ist. Abb. 29

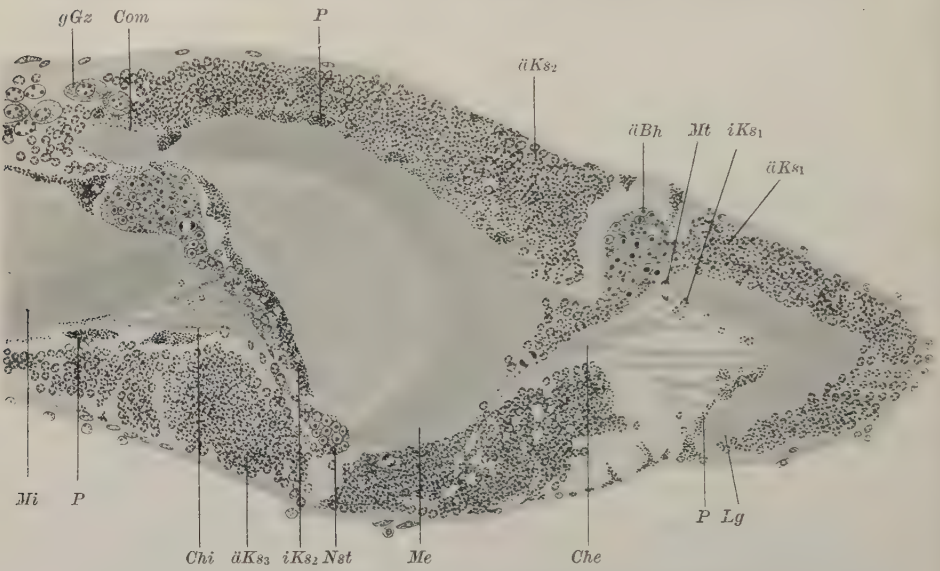

Abb. 28. Ältere *Ecdyonurus*-Larve. Querschnitt durch die linken optischen Ganglien Vergr. 360:1.

stellt einen Schnitt durch eins der letzten Larvenstadien dar. Einige Kernteilungsfiguren (*Mt*) liegen noch an der Stelle des früheren Bildungsherdes. Auch diese werden sich schließlich aufteilen und die letzten Fasern aussenden. Der jüngere Anteil der Fasermasse ist etwas schmaler als der ältere, aber die Fasern wachsen noch heran, so daß diese erste Sehmasse bei der Subimago überall in gleicher Höhe erscheint (Abb. 30).

Bei *Cloëon* und *Leptophlebia* habe ich von einer Verkürzung der Nervenbündelschicht während der letzten Larvenstadien gesprochen. Auch bei *Ecdyonurus* liegt die Lamina ganglionaris im ausgewachsenen Tier dem Komplexauge eng an, aber — und das ist bemerkenswert — nur in ihrem medianen Teil. Der seitliche Teil, der dem pigmentreichen Augenanteil zuzuordnen ist, behält seine Lage bei und ist durch längere Nervenbündelfasern mit dem Auge verbunden (*Nb*, Abb. 30).

Die Struktur des median gelegenen Teiles der Lamina weicht im ausgebildeten Zustande in nichts von der des seitlich gelegenen Teiles ab.

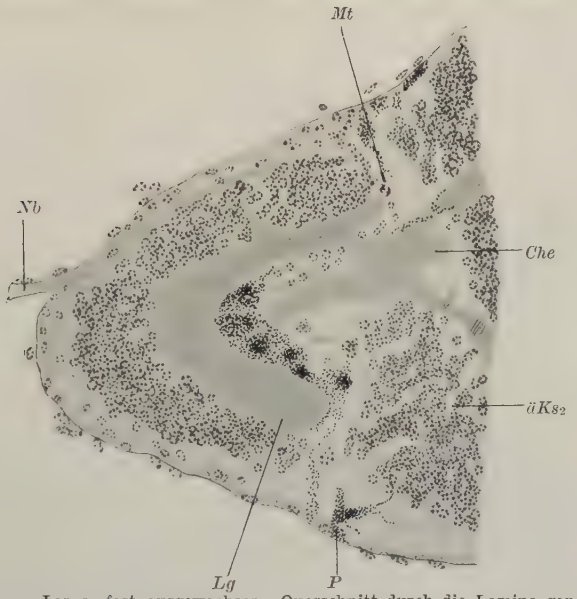

Abb. 29. *Ecdyonurus*-Larve, fast ausgewachsen. Querschnitt durch die Lamina ganglionaris der rechten Körperseite. Vergr. 296 : 1.

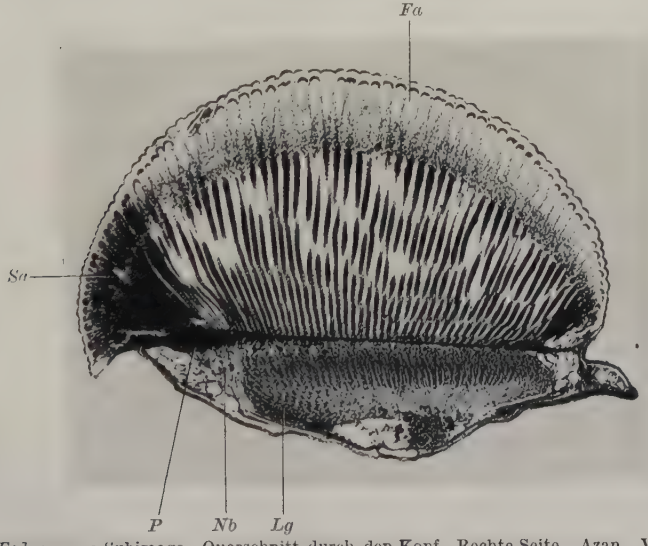

Abb. 30. *Ecdyonurus*-Subimago. Querschnitt durch den Kopf. Rechte Seite. Azan. Vergr. 60 : 1.

Überall findet sich eine äußere Körnerschicht von mehreren Zellagen und eine geringe, nur etwa eine Zellreihe dicke innere Körnerschicht, da-

zwischen ist die Fasermasse in wohlausgebildeten Neurommatidien angeordnet (Abb. 30). Zellen innerhalb der Fasermasse, wie sie zwischen den Neurommatidien der Frontaugen von *Cloëon* und *Leptophlebia* auftreten, sind nicht vorhanden.

3. Die Medulla externa und interna.

Viallanes (1885) kommt am Ende seiner Untersuchungen an verschiedenen Entwicklungsstadien von Libellen zu dem Ergebnis: „Ni la masse externe (Medulla ext.) ni l'interne (Medulla int.) . . . ne subissent de modifications sensibles au cours du développement post-embryonaire". Nicht das gleiche gilt für *Ecdyonurus*. In ihrer äußeren Form ändern sich diese beiden Sehmassen nicht, es gibt keine eigentlichen Bildungsherde, die einen Zuwachs der Fasermassen bewirken. Ich sprach aber bereits oben von einem Streifen embryonalen Gewebes, der sich allen drei Sehmassen anlegt (Abb. 26). Die Veränderungen, die diese Neuroblasten in den Zellschichten der beiden Medullen hervorbringen, sind zwar nicht tiefgreifend, aber immerhin von einiger Wichtigkeit:

Der äußere Bogen dieses Neuroblastenstreifens, der sich an den äußeren Bildungsherd anschließt, durchzieht eine Zellgruppe der äußeren Körnerschicht der Medulla externa, die zwischen den Fasern des Chiasma externum liegt (Abb. 28). Viallanes nennt diese Gruppe „Ganglion en coin" und Berger „keilförmiges Ganglion". Zawarzin will eine gesonderte Bezeichnung für diesen Abschnitt nicht gelten lassen, weil sich diese Zellen im ausgebildeten Zustande in nichts von den anderen der äußeren Körnerschicht unterscheiden. Es scheint mir aber nicht unwichtig, ihre Beziehung zu dem Neuroblastengebiet festzustellen und damit zu konstatieren, daß sie, wenigstens bei *Ecdyonurus*, ihrer Entstehung nach jüngsten Datums sind.

Der innere Bogen des Neuroblastenstreifens, der sich zwischen Medulla externa und interna hinzieht (das Analogon zu dem bei *Cloëon* und *Leptophlebia* beobachteten Streifen), hat hier wie dort die Aufgabe, die inneren Körnerschichten der beiden Medullen zu bilden. In Abb. 28 sieht man ihn in seinem ventral gelegenen Teile schon in etliche Ganglienzellen aufgeteilt (iKs_2), die sich der Fasermasse der Medulla externa angelagert haben. Das dorsale Ende stellt noch eine kompakte Wucherung dar. Aber auch diese teilt sich auf und bildet die innere Körnerschicht der Medulla interna. Welche Bedeutung diese so spät entstandenen Ganglienzellen für die Verknüpfung der Neurone haben, ist fraglich. Ich wies bereits darauf hin, daß sie auch bei schon weit entwickelten Libellenlarven noch als embryonale Zellen, also als Neuroblasten, sich darstellen („zapfenartiges Gebilde", Zawarzin, Textabb. 3). Zawarzin konnte sie daher nicht in sein Schema der Neuronenbahnen aufnehmen.

Ein weiterer, nicht unwesentlicher postembryonaler Vorgang ist die

innere Ausgestaltung der Medullen, die Differenzierung innerhalb der Fasermassen. Dies läßt sich durch Vergleich der Medulla externa in aufeinander folgenden Stadien verdeutlichen: Auf Abb. 26 zeigt diese Fasermasse zwei Hauptschichten; von der median gelegenen spaltet sich am inneren Rande eine schmale Lage ab. In Abb. 28 hat sich median noch eine zweite schmale Schicht abgetrennt und in Abb. 31 ist in der zweiten Hauptschicht eine Zweiteilung erfolgt, so daß wir jetzt im ganzen drei Hauptschichten unterscheiden können (*1*, *2*, *3*). Von diesen zerfällt die

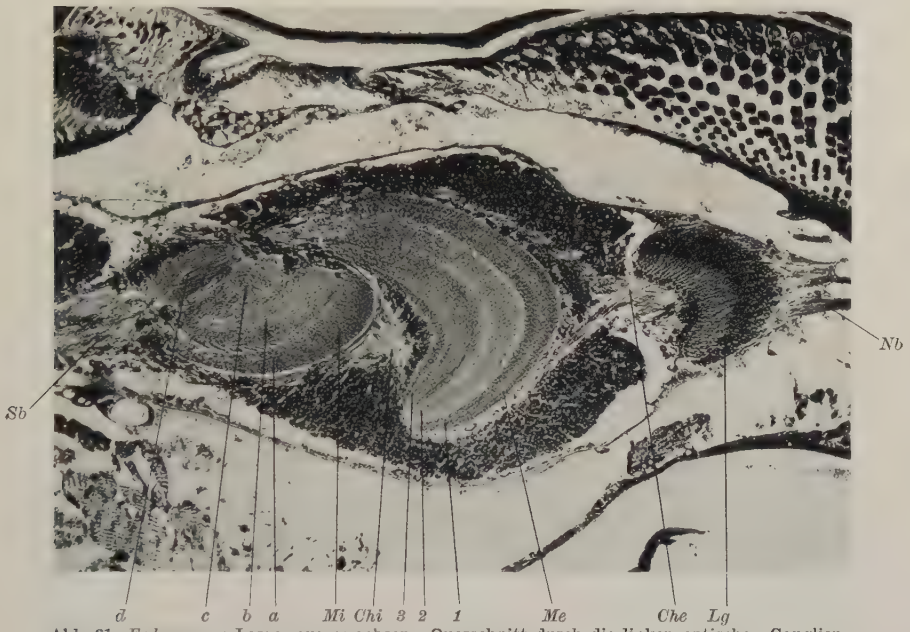

Abb. 31. *Ecdyonurus*-Larve, ausgewachsen. Querschnitt durch die linken optischen Ganglien. HEIDENHAIN-Eosin. Die Lamina ganglionaris ist nur angeschnitten. Vergr. 200 : 1.

untere ihrerseits in drei Lagen und die obere weist zwei dunkle Streifen auf, getrennt sind diese Schichten durch schmale, helle Zwischenschichten. Innerhalb der Fasermasse der Medulla externa finden sich keine Zellen.

Weniger eingreifend sind die Veränderungen, die die Medulla interna während der letzten Larvenstadien erfährt. Ihre Fasermasse besteht immer aus vier Teilen, die sich eng aneinander legen, nur ist an Tieren mittleren Alters diese Trennung nicht so ausgeprägt wie beim erwachsenen Stadium. Von diesen vier Teilen (Abb. 31) ist der am weitesten distal gelegene Teil (*a*) der größte, der dritte (*c*) der kleinste, der auf mehr caudal gelegenen Schnitten bald verschwindet. Es ziehen dann die starken Fasern der Commissur von der Medulla externa zwischen dem 2. und 4. Ab-

schnitt hindurch teils ins Protocerebrum, teils in die Medulla interna hinein. Der Teil *d* greift seitlich um die Commissur herum. In den Abschnitt *a* treten die Fasern des Chiasma internum ein. Aus allen vier Teilen ziehen die Sehfasern in einem dicken Bündel ins Protocerebrum (*Sb*).

Noch zu erwähnen ist, daß im Lobus opticus von *Ecdyonurus* die Fasermassen der drei optischen Ganglien von dichtem Pigment umhüllt sind (vgl. Abb. 28, *P*). Diese Pigmente umgeben die beiden Medullen und liegen an der Innenseite der Lamina ganglionaris.

V. Zusammenfassung.

Es wurden bei drei Ephemeridenarten: *Cloëon dipterum*, *Leptophlebia marginata* und *Ecdyonurus lateralis* die mit der Frontaugenbildung zusammenhängenden Veränderungen im Lobus opticus untersucht. Gewählt wurden diese drei Arten, weil bei ihnen die Differenzierung der Frontaugen verschieden weit fortgeschritten ist.

Bei den Männchen von *Cloëon* und *Leptophlebia* legen sich die Frontaugen getrennt von den Seitenaugen an, und es zeigte sich, daß die dazu gehörenden drei optischen Ganglien ebenfalls gesonderte Bildungen darstellen. Ich bezeichnete sie als Deuterolamina ganglionaris, Deuteromedulla externa und Deuteromedulla interna.

Die Ganglienzellen dieser Deuteroganglien gehen aus zwei Bildungsherden hervor, einem äußeren und einem inneren. Der äußere Bildungsherd, der median der Lamina anliegt, bildet die Zellen der Deuterolamina ganglionaris. Der innere Bildungsherd, der median der Medulla externa gelegen ist, läßt dorsalwärts die äußere Körnerschicht der Deuteromedulla externa und ventralwärts die der Deuteromedulla interna entstehen. Die inneren Körnerschichten der beiden letzten Ganglien werden von einem Neuroblastenstreifen gebildet, der sich an den inneren Bildungsherd anschließt.

Die Ganglienzellen entstehen durch vielfache Teilungen der Neuroblasten dieser Bildungsherde. Die Hauptentwicklungsstufen stellen Neuroblast, Urganglienzelle und Ganglienzelle dar.

Die Fasermasse der Deuterolamina wird gebildet durch die Retinulafasern des Frontauges und durch die Fortsätze der äußeren Zellen der Deuterolamina. Im ausgebildeten Zustande zeigt dieses Ganglion wohlentwickelte Neurommatidien, die von Stützzellen umhüllt sind.

Die Fasermasse der Deuteromedulla externa entsteht durch die Fasern des Chiasma externum und durch die Fortsätze der Ganglienzellen, die dorsalwärts aus dem inneren Bildungsherd hervorgegangen sind. Im Laufe der Entwicklung tritt neben der Vergrößerung der Fasermasse eine Differenzierung ein. Diese geht bei *Cloëon* und *Leptophlebia* verschieden weit. Bei *Cloëon* bilden sich fünf Hauptschichten aus, von denen die untere aus vier Lagen besteht. Bei *Leptophlebia* differenzieren sich nur

drei Schichten heraus. Die kompliziertere Ausgestaltung dieser Fasermasse bei *Cloëon* steht offenbar mit dem höchst differenzierten Bau des Frontauges in Zusammenhang.

Die Fasermasse der Deuteromedulla interna schiebt sich zwischen die beiden Teile der Medulla interna. Sie besteht ihrerseits aus zwei Teilen, die bei *Cloëon* durch eine lockere, von Zellen gestützte Schicht, bei *Leptophlebia* durch Faserbündel getrennt sind.

Die Nervenbündelschicht des Frontauges wird gebildet durch Fortsätze, die aus den Retinulae austreten. Im Laufe der Entwicklung findet eine Verkürzung der Nervenbündel statt, die bei *Leptophlebia* einen höheren Grad erreicht als bei *Cloëon*. Die Nervenbündel werden mit Stützzellen umgeben.

Bei den Männchen von *Ecdyonurus* treten die Frontaugen, im Gegensatz zu den beiden anderen Arten, nicht als gesonderte Bildungen auf. Sie sind nur als eine Vergrößerung und Differenzierung der Seitenaugen anzusehen. Es konnte festgestellt werden, daß bei ihrer Entwicklung keine neuen optischen Ganglien sich bilden, sondern daß nur eine Vergrößerung und Differenzierung der drei vorhandenen Ganglien stattfindet.

Eine Vergrößerung erfährt vor allem die Lamina ganglionaris: Von einem ihr median anliegenden Bildungsherd aus werden ihre Zellen vermehrt. Die Fasern der letzteren entwickeln zusammen mit den Fortsätzen, die aus den jüngsten Facettengliedern austreten, die Fasermasse weiter.

Die Differenzierung betrifft die Fasermassen der Medullen: In der Medulla externa bildet sich eine vielfache Schichtung heraus; es finden sich am Ende der Entwicklung drei Hauptschichten, die in sich noch weiter aufgeteilt sind. In der Medulla interna wird die vorhandene Vierteilung der Fasermasse im Verlauf der Entwicklung immer deutlicher.

VI. Erklärung der Abkürzungen.

äBh, äußerer Bildungsherd;
äKs, äußere Körnerschicht;
äKs$_1$, äußere Körnerschicht der Lamina ganglionaris;
äKs$_2$, äußere Körnerschicht der Medulla externa;
äKs$_3$, äußere Körnerschicht der Medulla interna;
BmT, Basalmembran des Turbanauges;
Bz, Blutzellen;
Cf, Commissuralfasern der Medulla interna;
Che, Chiasma externum;
Chf, Chiasmafasern;
Chi, Chiasma internum;
Com, Commissur;
Dlg, Deuterolamina ganglionaris;
Dme, Deuteromedulla externa;
Dmi, Deuteromedulla interna;
F, Frontauge;
Fa, Frontanteil des Auges;
Gz, Ganglienzellen;
gGz, große Ganglienzellen;
iBh, innerer Bildungsherd;
iKs, innere Körnerschicht;

iKs_1, innere Körnerschicht der Lamina ganglionaris;
iKs_2, innere Körnerschicht der Medulla externa;
iKs_3, innere Körnerschicht der Medulla interna;
Lg, Lamina ganglionaris;
Md, Mitteldarm;
Me, Medulla externa;
Mi, Medulla interna;
Mt, Mitose;
Mt_1, Mitose, aus der Neuroblasten hervorgehen;
Mt_2, Mitose, aus der Urganglienzellen hervorgehen;
Mt_3, Mitose, aus der Ganglienzellen hervorgehen;
Nb, Nervenbündel;
Nbl, Neuroblast;
NbS, Nervenbündel des Seitenauges;
NbT, Nervenbündel des Turbanauges;
Ng, Neuroglia;
NLg, Neuroblasten der Lamina ganglionaris;
Nom, Neurommatidium;
Nst, Neuroblastenstreifen zwischen Medulla externa und Medulla interna bzw. Deuteromedulla externa und interna;
Oc, Ocellus;
Osg, Oberschlundganglion;
P, Pigment;
Pr, Protocerebrum;
PS, Pigmentschicht des Seitenauges;
S, Seitenauge;
Sa, Seitenanteil des Auges;
Sb, Sehfaserbündel, ins Protocerebrum ziehend;
Stz, Stützzelle;
T, Turbanauge;
Ta, Turbanaugenanlage;
Tr, Trachee;
Trk, Tracheenkern;
Ugz, Urganglienzelle;
Usg, Unterschlundganglion;
Vd, Vorderdarm.

VII. Literaturverzeichnis.

v. Alten, H.: Zur Phylogenie des Hymenopterengehirnes. Jena. Z. Naturwiss. **46** (1910). — **Alverdes, F.:** Die Wirkung experimenteller Eingriffe, insbesondere der Blendung, auf den histologischen Bau des Insektengehirns. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **2** (1924). — **Ast, F.:** Über den feineren Bau der Facettenaugen der Neuropteren. Zool. Jb., Abt. Anat. **41** (1913). — **Baldus, K.:** Untersuchungen über Bau und Funktion des Gehirnes der Larve und Imago von Libellen. Z. Zool. **121** (1924). — **Bauer, V.:** Zur inneren Metamorphose des Zentralnervensystems der Insekten. Zool. Jb., Abt. Anat. **20** (1904). — **La Baume, W.:** Über die Metamorphose der Ephemeriden. Sitzgsber. Ges. naturforsch. Freunde Berl. **1909**, Nr. 3. — **Beier, M.:** Vergleichende Untersuchungen über das Zentralnervensystem der Coleopterenlarven. Z. Zool. **130** (1927). — **Berger, E.:** Untersuchungen über den Bau des Gehirnes und der Retina der Arthropoden. Arb. zool. Inst. Wien u. Triest **1**, 2 (1878). — **Bernhard, C.:** Über die vivipare Ephemeride *Cloëon dipterum* L. Biol. Zbl. **27** (1907). — **Bott, H. R.:** Beiträge zur Kenntnis von *Gyrinus natator substriatus* Steph. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **10** (1928). — **Bretschneider, F.:** Über die Gehirne der Küchenschabe und des Mehlkäfers. Jena. Z. Naturwiss. **52** (1914). — **Cajal y Sanchéz:** Contribución al conocimiento de los centros nerviosos de los insectos. Trab. Labor. Invest. biol. Univ. Madrid **13** (1915). — **Corneli, W.:** Aufbau der Sehorgane der Blattwespen. Zool. Jb., Abt. Anat. **46** (1924). — **Dietrich, W.:** Die Facettenaugen der Dipteren. Z. Zool. **92** (1909). — **Hanström, B.:** Untersuchungen über das Gehirn, insbesondere die Sehganglien der Crustaceen. Ark. Zool. (schwed.) **16**, 3 (1924). — Eine genetische Studie über die Augen und Sehzentren von Turbellarien, Anneliden und Arthro-

poden. Kon. Sv. vet. Akad. Hdl. **66** (1926). — Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere. Berlin 1928. — **Holste, G.:** Das Gehirn von *Dytiscus marginalis*. Z. Zool. **120** (1910). — **Johansen, H.:** Entwicklung des Imagoauges von *Vanessa urticae*. Zool. Jb., Abt. Anat. **6** (1893). — **Jonescu, C. N.:** Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn der Honigbiene. Jena. Z. Naturwiss. **45** (1909). — **Kühnle, K. F.:** Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn, die Kopfnerven und die Kopfdrüsen des gemeinen Ohrwurmes. Ebenda **50**, N. F. **43** (1913). — **Lazarenko, T.:** Beiträge zur vergleichenden Histologie des Blutes und des Bindegewebes. Z. mikrosk.-anat. Forschg **3** (1925). — **Lubbock, J.:** On the development of *Chloëon dimidiatum*. Trans. Linnean Soc. Lond. **24** (1864); **25** (1866). — **Pietschker, K.:** Das Gehirn der Ameise. Jena. Z. Naturwiss. **47**, N. F. **40** (1911). — **Priesner, H.:** Entwicklung der Turbanaugen von *Cloëon dipterum*. Zool. Jb., Abt. Anat. **39** (1916). — **Radl, E.:** Über die morphologische Bedeutung der Doppelaugen bei Arthropoden. Zool. Zbl. **9** (1902). — **Ulmer, G.:** Ephemeroptera. Biologie der Tiere Deutschlands von P. Schulze 1924. — Eintagsfliegen. Die Tierwelt Mitteleuropas. **4**, Liefg 1 b. Leipzig, Quelle & Meyer 1929. — **Viallanes, H.:** Le ganglion optique de la Libellule. Ann. Sci. des natur., 6. sér.: Zool., **18** (1885). — Le ganglion optique de quelques larves de Diptères. Ebenda **19** (1886). — Développement embryonaire de la Mante religieuse. Rev. biol. du Nord **2** (1891). — **Zawarzin, A.:** Histologische Studien über Insekten. Die optischen Ganglien der *Aeschna*-Larven. Z. Zool. **108** (1914). — **Ziegler, H. E.:** Die Gehirne der Insekten. Naturwiss. Wschr. **27** (1912). — **Zimmer, C.:** Die Facettenaugen der Ephemeriden. Z. Zool. **63** (1898).

Lebenslauf.

Am 19. Februar 1905 wurde ich, ANNALIESE GRABENHORST, als Tochter des Kaufmanns JULIUS GRABENHORST und seiner Frau HEDWIG, geb. EGGERS, in Braunschweig geboren. Ich besitze die preußische Staatsangehörigkeit. In Bremen besuchte ich sieben Jahre lang die Neustädtische Höhere Mädchenschule, darauf sechs Jahre die dortige real-gymnasiale Studienanstalt, wo ich im Frühjahr 1924 die Reifeprüfung ablegte. Seit dem Sommersemester 1925 widmete ich mich dem Studium der Biologie, Physik und Mathematik. 1925 studierte ich in Marburg, 1926 in München. Im Sommersemester 1927 kehrte ich nach Marburg zurück. April 1928 begann ich mit der vorliegenden Dissertation. Das Rigorosum bestand ich am 19. Februar 1930.

Meine akademischen Lehrer waren:

in Marburg: ALVERDES, v. AUWERS, CLAUSSEN, FRAENKEL, GRÜNEISEN, v. HAFFNER, JAENSCH, KORSCHELT, NEUMANN, SCHAEFER, SCHULZE;

in München: BECHER, GIESENHAGEN, HARTOGS, KERSCHENSTEINER, PERRON, WIEN.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.